# Untersuchungen zur Wuchsform und Sproßgestalt des Flügelginsters Cytisus sagittalis (L.) Koch

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Würde eines Doktors der Philosophie

vorgelegt der

Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Universität Basel

Von

Willi Schaffner

aus Hornussen (AG)

Calw 1968

A. Oelschläger'sche Buchdruckerei GmbH

1967

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Genehmigt von der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät auf Antrag der Herren Professoren Dr. H. Zoller und Dr. M. Geiger-Huber.

Basel, den 7. November 1967

Prof. Dr. H. Huber, Dekan

Separatabdruck aus „Botanische Jahrbücher" Bd. 88, Heft 4, 1968.

| Bot. Jb. | 88 | 4 | 469—514 | Stuttgart, 27. November 1968 |
|---|---|---|---|---|

Aus dem Botanischen Institut der Universität Basel

# Untersuchungen zur Wuchsform und Sproßgestalt des Flügelginsters, Cytisus sagittalis (L.) Koch

Von

**Willi Schaffner**

Mit Tafel 14—19 sowie 16 Abbildungen und 3 Tabellen im Text

## Inhaltsübersicht

Seite

I. Einleitung . . . . . 469
1. Problemstellung . . . . . 470
2. Material und Methode . . . . . 471
II. Untersuchungsergebnisse . . . . . 471
A. Das Sproß-System . . . . . 471
1. Entwicklungsgeschichte . . . . . 471
a) Die Entwicklung der Gesamtpflanze . . . . . 471
b) Die Metamorphose des Sprosses . . . . . 477
α) Der einjährige Sproß . . . . . 477
β) Der zweijährige Sproß . . . . . 479
γ) Der drei- und mehrjährige Sproß . . . . . 481
2. Symmetrieverhältnisse . . . . . 482
a) Die Periodizität der Internodienlängen . . . . . 482
b) Die Verzweigung . . . . . 484
α) Die Verzweigung des Primärtriebes . . . . . 484
β) Die Verzweigung der Folgetriebe — Verzweigung des Hauptsprosses — Verzweigung des jungen Legtriebs . . . . 485
3. Die Wuchsform von *Cytisus sagittalis* . . . . . 493
B. Der einzelne geflügelte Sproß . . . . . 498
1. Theorien zur Kanten- und Flügelbildung . . . . . 498
2. Die Flügel von *Cytisus sagittalis* . . . . . 500
3. Die Sproßgestalt von *Cytisus sagittalis* im Vergleich mit jener anderer Leguminosen . . . . . 502
4. Systematischer Ausblick . . . . . 507
III. Schlußbetrachtung . . . . . 509
IV. Zusammenfassung — Summary . . . . . 511
Literaturverzeichnis . . . . . 513

## I. Einleitung

Wer in der zweiten Junihälfte über die Bergweiden des Schwarzwaldes, der Vogesen oder des Jura wandert, kann dem blühenden Flügelginster (*Genista*

*sagittalis* L., *Cytisus sagittalis* Koch, *Genistella sagittalis* Gams, *Salzwedelia sagittalis* Alefeld) begegnen, der in diesen Gebieten oft ganze Hänge vergoldet. Bei genauerem Hinschauen entdeckt der Wanderer, daß sich das gelbe Feld aus einer Vielzahl kolonieähnlicher Herden zusammensetzt. Diese wiederum erweisen sich als Ansammlung einer Menge geflügelter Sprosse, die an ihrem Ende z. T. traubige Infloreszenzen tragen.

## 1. Problemstellung

Die „kolonieartigen Gebilde" sind es einerseits, die geflügelten Sprosse andererseits, die unser Interesse erwecken. Es soll deshalb das Ziel eines ersten Teils der vorliegenden Arbeit sein, das gesamte Sproß-System zu analysieren und so die typische Wuchsform von *Cytisus sagittalis* herauszuarbeiten. In der Literatur findet man darüber nur spärliche, z. T. ungenaue und falsche Angaben. Bei Gams in Hegi (1924), Illustrierte Flora von Mitteleuropa Bd. IV/3, lesen wir S. 1196: „Rasenbildender Halbstrauch von 1 bis 2½ dm Höhe, mit kriechendem, bewurzeltem Holzstämmchen. Stengel aufsteigend oder aufrecht, einfach oder am Grunde verzweigt, aus 3 bis 6 Gliedern mit zähen, häutigen, kahlen, glänzenden, an den Knoten unterbrochenen, grünen Flügeln gebildet. Laubblätter ohne Nebenblätter, abwechselnd links und rechts, . . .". In Schinz und Keller, Flora der Schweiz, 1923, 4. Aufl., ist folgende Beschreibung gegeben: „Ausdauernde, weder strauch- noch baumartige Pflanze, 15—30 cm, Stengel kriechend, mit zahlreichen kurzen, aufrechten oder aufsteigenden, meist einfachen Seitenästen . . ."

Die Wuchsform kann nur als für die Spezies typisch gelten, wenn sich nachweisen läßt, daß die Organisation bei Vertretern verschiedener Populationen dieselbe ist. Aus diesem Grunde werden Pflanzen verschiedener Herkunft und Unterlage für die Untersuchung herangezogen.

Die geflügelten Sprosse beanspruchten die Aufmerksamkeit der Forscher anscheinend mehr als die Gesamtwuchsform. So konnte K. Goebel (1928—33) zeigen, daß die Flügelbildung unterbleibt, wenn man den Trieb im Dunkeln wachsen läßt. W. Troll (1937) widmet in seiner „Vergleichenden Morphologie der höhern Pflanzen" den Flügeln von *C. sagittalis* einen kurzen Abschnitt. Er betrachtet sie als Steigerung der Kanten von *Genista tinctoria*, aber anscheinend nur auf Grund äußerer Anschauung. Deshalb soll im zweiten Teil dieser Arbeit die Homologie der Flügel durch das Studium der äußeren und inneren Gestaltungsverhältnisse des Sprosses von *C. sagittalis* und im Vergleich zu einigen anderen Leguminosen genauer untersucht werden, mit der Absicht, neue Kriterien zur Klärung der systematischen Stellung des Flügelginsters zu finden.

Nicht nur in der „Flügelfrage", sondern ganz allgemein, wird in dieser Studie großes Gewicht auf die Untersuchung der äußeren und inneren Gestaltungsverhältnisse gelegt. Nur so ist es möglich, den werdenden, reifen und alternden Organismus und die Koordination seiner Teile zur artspezifischen Ganzheit zu erfassen.

Mit der Kenntnis der spezifischen Wuchsform von *C. sagittalis* wollen wir es aber nicht bewenden lassen, denn „das Grundthema, das sich durch die gesamte Morphologie der höhern Gewächse hindurchzieht, ist die Frage nach der Urpflanze" (Troll 1937). Der Begriff der „Urpflanze" wurde bekanntlich von Goethe in die Morphologie eingeführt. Er ist auf keinen Fall im Sinne der Phylogenetik zu verstehen, sondern lediglich als „ideelle Grundlage". Die „Urpflanze" hat in Trolls Begriff des „Typus" ihre Ausgestaltung erfahren. Der „Typus" ist keine Realität. Man hat darunter nicht den Bauplan einer bestimmten Pflanze zu verstehen, die in Wirklichkeit existiert oder einmal existierte. Nach Troll (1937) ist er ein „allgemeines Bild, worin die speziellen Gestalten, die darunter fallen, zwar nicht ihrer besonderen Form, aber der Möglichkeit nach enthalten wären".

### 2. Material und Methode

Für das Studium der Entwicklungsgeschichte im 1., 2. und 3. Lebensjahr benutzte ich Samen von Pflanzen aus der Umgebung Säckingens (Hochrhein), von Winkel (Elsaß) und von Herkünften aus den Botanischen Gärten Basel und Würzburg. Eine erste Aussaat wurde im Februar 1965, eine zweite im Februar 1966 im Gewächshaus durchgeführt. Im Frühling erfolgte eine Umpflanzung der Sämlinge ins Freie, in den Botanischen Garten der Universität Basel.

Alle übrigen Untersuchungen wurden an Freilandpflanzen durchgeführt, welche von einem südexponierten Waldrand des Eggbergs wenig oberhalb Säckingen (Silikatboden), von einer Schwarzwaldweide bei Todtmoos (Silikatboden), von einer Straßenböschung beim elsässischen Dorf Winkel (Karbonatboden) und von einer Jurafluh bei Würenlingen, Kt. Aargau, stammten. Die Sprosse, die zur Untersuchung gelangten, wurden jeweils von verschiedenen Individuen einer oder mehrerer Populationen entnommen.

Die histologischen Beobachtungen erfolgten an Hand von 10 $\mu$ dicken Mikrotomschnitten. Das Pflanzenmaterial wurde nach den Angaben von Sass (1940), Jensen (1962) und Johansen (1940) in FAA (Formalin-Eisessig-Aethylalkohol-Gemisch) fixiert, in TBA (tertiärer Butylalkohol) entwässert, in Paraffin eingebettet und geschnitten. Zur Färbung dienten Safranin und Fastgreen.

## II. Untersuchungsergebnisse

### A. Das Sproß-System

#### 1. Entwicklungsgeschichte

a) Die Entwicklung der Gesamtpflanze

Die Keimung erfolgt epigäisch. Indem sich das Hypokotyl aufrichtet, werden die Kotyledonen über die Erde gehoben. Die beiden Keimblätter ergrünen, wachsen zu den ersten Assimilationsorganen heran und streifen dabei die Samenschale ab. Nun setzt ein ausgeprägtes Längenwachstum der Primär-

wurzel ein. Wiesen Hypokotyl und Primärwurzel eine Woche nach der Keimung eine durchschnittliche Länge von je zwei Zentimeter auf, so erreicht die Primärwurzel nach weiteren vierzehn Tagen ungefähr die fünffache Hypokotyllänge. Unterdessen hat sich das Primärblatt entwickelt. Die Folgeblätter erscheinen im Laufe der nächsten Wochen. Nicht nur alle folgenden Internodien, sondern bereits das Epikotyl ist geflügelt. Schließlich erreicht der Primärtrieb nach drei Lebensmonaten nahezu seine endgültige Länge von durchschnittlich 10,5 cm. Er setzt sich im Mittel aus elf zweiflügligen Internodien zusammen. Aus Abb. 1 ist ersichtlich, wie die Internodienlänge von unten nach oben konti-

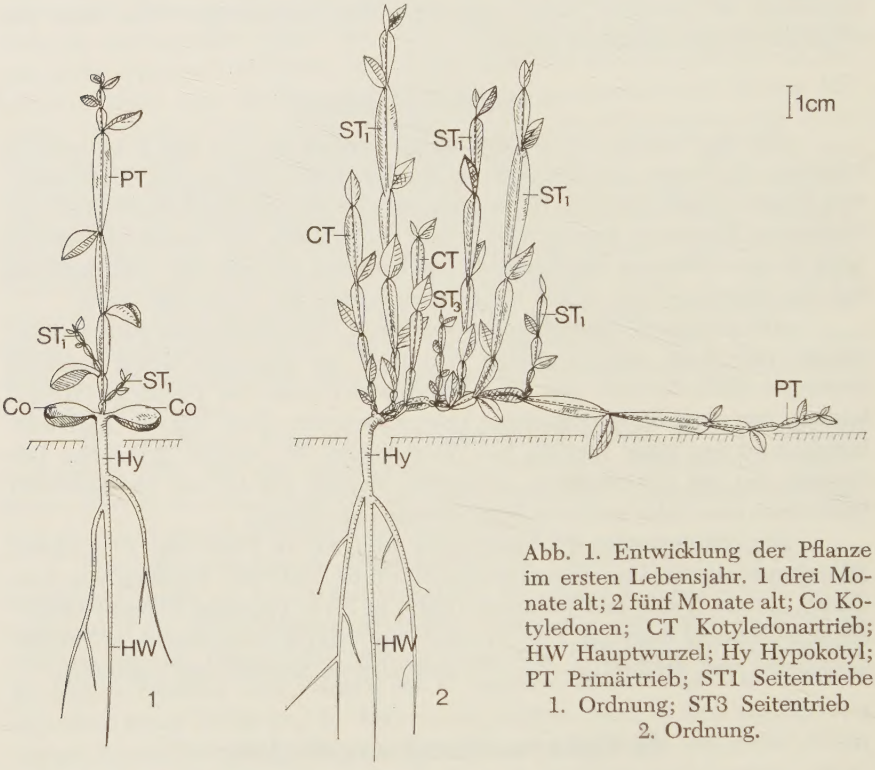



Abb. 1. Entwicklung der Pflanze im ersten Lebensjahr. 1 drei Monate alt; 2 fünf Monate alt; Co Kotyledonen; CT Kotyledonartrieb; HW Hauptwurzel; Hy Hypokotyl; PT Primärtrieb; ST1 Seitentriebe 1. Ordnung; ST3 Seitentrieb 2. Ordnung.

nuierlich auf einen Höchstwert zunimmt und sich nachher wieder verkürzt. Die Laubblätter stehen transversal zu den Kotyledonen und sind distich angeordnet. Schon früh werden in allen Blattachseln Knospen angelegt. Subkotyledonarknospen fehlen.

Bei der in Abb 1.1 gezeichneten drei Monate alten Pflanze sind die Achselknospen des Primär- und 1. Folgeblattes eben am Auswachsen. Die weitere Entwicklung ist eigentümlich. Nachdem der terminale Vegetationspunkt mehr oder weniger aufgebraucht ist, legt sich der Primärtrieb zu Boden.

Die Ursache dieses Lagewechsels ist mir nicht bekannt. Es könnte eine reizvolle Aufgabe für die Physiologie sein, diesen Sachverhalt zu klären. Neben den bereits erwähnten treiben noch weitere basale Achselknospen aus. Häufig entfalten sich beide Kotyledonarknospen, oft tut es nur eine, gelegentlich bleiben beide gehemmt. Das zeitlich verzögerte Austreiben der Kotyledonarsprosse scheint die Regel zu sein. Alle diese Seitensprosse I. Ordnung wachsen wiederum orthotrop. In ihrem Bau gleichen sie der Abstammungsachse. Statt der Kotyledonen stehen an ihrer Basis, durch ein sehr kurzes Internodium getrennt, ein $\alpha$- und ein $\beta$-Vorblatt. Oft fallen die Laubblätter ab, sobald der Seitentrieb eine gewisse Länge erreicht hat. Gelegentlich verhalten sich die Seitentriebe I. Ordnung gleich wie vorher der Primärtrieb: Auch sie legen sich zu Boden und treiben aus ihren basalen Achselknospen Seitentriebe II. Ordnung. Es kann vorkommen, daß sich dieser Vorgang noch ein weiteres Mal wiederholt. Im ersten Lebensjahr werden keine Blüten gebildet. Sobald die Sprosse die plagiotrope Lage eingenommen haben, werden sie in der Folge als Legtriebe bezeichnet.

Im Frühling des zweiten Lebensjahres der Pflanze entwickeln sich aus einigen Achselknospen der Legtriebe (vgl. Abb. 3) aufrechte Sprosse, die das Sproß-System fortsetzen. Wir wollen sie mit dem Begriff Hauptsprosse belegen. Die Hauptsprosse sind alle zweiflüglig und vegetativ. Im Laufe des Sommers sterben die über dem obersten Hauptsproß, terminalwärts gelegenen Internodien des Legtriebs ab. Ende Sommer legen sich die Hauptsprosse, welche im Frühling ihr Längenwachstum abgeschlossen haben, zu Boden und überdauern als geflügelte, grüne Legtriebe den Winter. In ihren Blattachseln sind, wie bei den Legtrieben des ersten Jahres, Knospen angelegt, aus denen heraus im nächsten Frühling wiederum Hauptsprosse wachsen, welche das Sproß-System weiterführen. Dieser Vorgang wiederholt sich Jahr für Jahr.

Etwa vom vierten Lebensjahr an gelangt die Pflanze zur Blütenbildung. Von diesem Moment an treten die Sprosse in zweierlei Gestalt auf, nämlich wie bisher, als zweiflüglige vegetative Triebe und als drei-, selten mehrflüglige reproduktive Triebe. Bei den vegetativen Sprossen ist die Blattstellung distich, bei den reproduktiven beträgt der Divergenzwinkel 144°. Schon daraus ist offensichtlich, daß eine Beziehung zwischen Flügel und Blatt besteht. In Abb. 2 ist dargestellt, wie die Zwei- und Dreiflügligkeit zustande kommt. Beim vegetativen Trieb (Abb. 2.1) erstrecken sich beide Flügelseiten nur über jenes Internodium, welches mit dem nachfolgenden Blatt eine genetische Einheit bildet (vgl. S. 499). Beim reproduktiven Trieb hingegen setzt nur eine Flügelseite beim nächstuntern Knoten an, die andere hat ihren Ursprung schon bei der vorangehenden Blattinsertion (Abb. 2.2). Sie zieht sich also über zwei Internodien hin und bewirkte so die Dreiflügligkeit. Die 2/5-Blattstellung setzt sich beim Blühtrieb auch im floralen Bereich fort. In jeder Achsel eines Hochblattes entspringt eine kurzgestielte Blüte. Die geschlossene Infloreszenz besteht aus 10—16 Einzelblüten.

Die Hauptsprosse der mehrere Jahre alten Pflanze erfahren sehr oft eine Bereicherung. Aus Fig. 5 (Taf. 15) ist ersichtlich, daß schon in der Knospe des zukünftigen Hauptsprosses (Herbst) in den Achseln der Blätter zusätzliche Knospen (K) angelegt sind. Aus ihnen entwickeln sich im Frühling mehr oder weniger gleichzeitig mit dem Hauptsproß Seitentriebe. Diese Bereicherungstriebe entspringen nur den basalen Blattachseln des Hauptsprosses. Ein stark bereicherter Hauptsproß, wie er nur selten gefunden wird, ist in Abb. 10.2 dargestellt. Bei Troll (1937, S. 282) lesen wir: „Die Seitensprosse (von *Genista sagittalis*) weichen von den stärkern Sprossen, an denen sie ent-

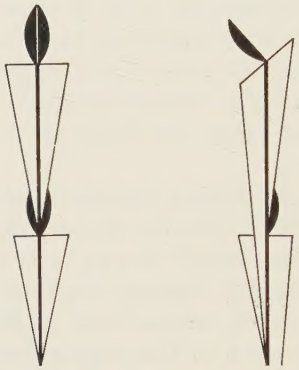



Abb. 2. Sproßarten.
1 vegetativer zweiflügliger Sproß;
2 reproduktiver dreiflügliger Sproß.

stehen, darin ab, daß die kleinen, sehr hinfälligen Blätter anscheinend zweizeilig stehen . . . Der Trieb bekommt auf diese Weise ein flachsproßartiges Aussehen." Somit scheint Troll der Ansicht zu sein, der Hauptsproß sei mehrflüglig und stark gebaut, die Bereicherungstriebe hingegen würden zwei Flügel tragen und wären schwächer. Bei dem von mir untersuchten Pflanzenmaterial kommen jedoch als Hauptsproß etwa mit gleicher Häufigkeit stets dreiflüglige Blühsprosse wie zweiflüglige sterile Triebe vor. Auch die Bereicherungstriebe können vegetativer und reproduktiver Natur sein. Reproduktive Seitensprosse werden jedoch nebst vegetativen nur an reproduktiven Hauptsprossen erzeugt. Vegetative Hauptsprosse hingegen vermögen nur zweiflüglige Seitentriebe zu bilden. Jedenfalls wurde unter 50 geprüften sterilen Hauptsprossen kein einziger dreiflügliger Bereicherungssproß gefunden.

Die von Säckingen stammenden Pflanzen standen von Ende Mai bis Mitte Juni in Blüte. Zu dieser Zeit haben sowohl die reproduktiven als auch die vegetativen Triebe ihre endgültige Länge erreicht. Das sekundäre Dickenwachstum ist in vollem Gange (vgl. Abb. 5.5). Die Laubblätter sind z. T. bereits abgefallen. In ihren Achseln haben sich zu diesem Zeitpunkt überall Knospen gebildet, die gelegentlich gegen den Herbst zu auswachsen. Diese Triebe, nennen wir sie Spättriebe, sind im allgemeinen schwächer ausgebildet als

jene, denen sie entstammen. Die Vermutung liegt nahe, daß Troll mit seiner vorher zitierten Aussage diese Spättriebe beschreibt. In den Jahren 1966 und 1967 waren die Samen der Säckinger Pflanzen Ende Juli ausgestreut, die Hülsen zum großen Teil abgefallen. An der Basis der aufrechten Triebe durchbrechen sproßbürtige Wurzeln die Rinde. Sie wachsen beidseitig des Legtriebs in positiv geotroper Richtung und heften diesen auf dem Boden fest (Abb. 3). Zu diesem Zeitpunkt legen sich, genau wie bei der Pflanze im zweiten Lebensjahr, die aufrechten Sprosse zu Boden. Erstaunlicherweise werden nicht nur die vegetativen Hauptsprosse und ihre Bereicherungstriebe zu Legtrieben, sondern auch die Blühsprosse. Auch aus ihnen werden sich im nächsten Früh-

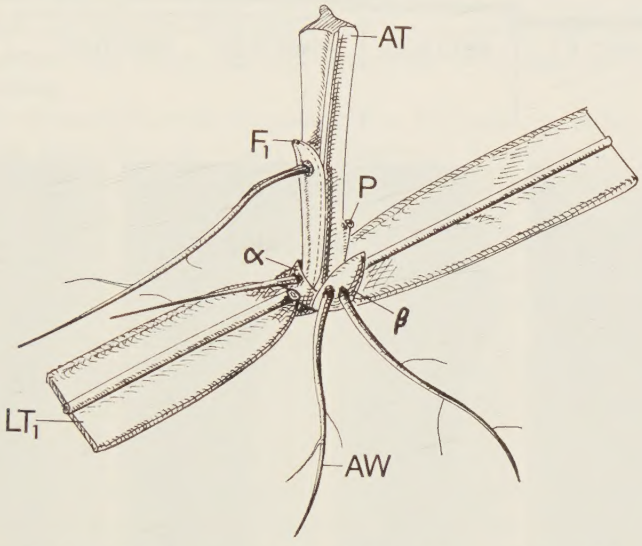



Abb. 3. Sproßbürtige Bewurzelung. α, β Vorblätter, AT aufrechter Trieb, AW sproßbürtige Wurzel, F1 1. Folgeblatt, LT1 junger Legtrieb, P Primärblatt.

jahr Hauptsprosse erheben, welche das Sproß-System fortsetzen. Da sich die aufrechten Triebe z. T. radial nach außen, z. T. seitwärts niederlegen, entsteht im Zentrum des Sproß-Systems ein dichtes Gewirr von Legtrieben (Abb. 13 und Fig. 6, Taf. 15). Andere Pflanzen, hauptsächlich Gramineen und Moose, vermögen zwischen den Legtrieben Fuß zu fassen und diese teilweise zu überwachsen. Viele *Cytisus*-Sprosse gehen zugrunde und bilden zusammen mit den abgestorbenen Teilen der Gramineen und Moose eine Humusschicht. Fast regelmäßig leben im dichten Sproßgeflecht Kleintiere, Ameisen, Würmer u. a. Die Erdoberfläche wird dadurch aufgelockert und leicht erhöht. Humusbildung und Tätigkeit der Kleintiere haben zur Folge, daß sich das Bodenniveau im Zentrum des Sproß-Systems von Jahr zu Jahr hebt. Die alten Legtriebe werden durch

die sproßbürtigen Wurzeln (Abb. 3), welche bei einer zehnjährigen Pflanze dreißig und mehr Zentimeter tief in den Boden eindringen können, in ihrer ursprünglichen Höhe festgehalten. Auf diese Weise gelangen sie allmählich unter die sich dauernd erhöhende Bodenoberfläche. Bei einer zehnjährigen

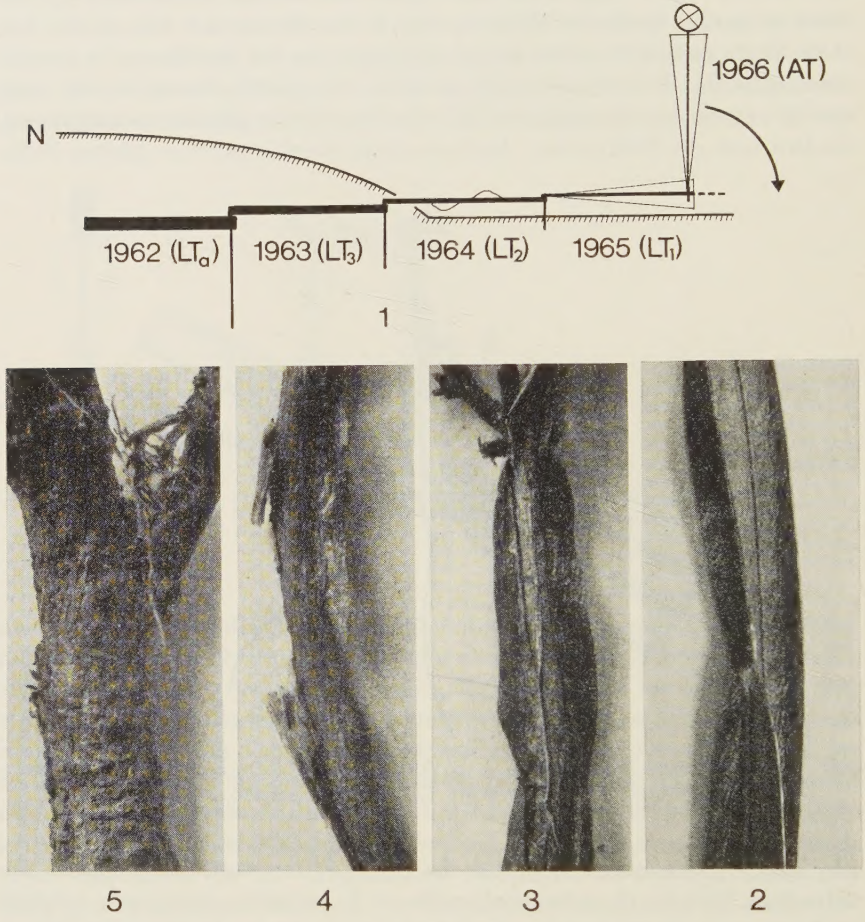



Abb. 4. Metamorphose des Sprosses. 1 Entwicklungsschema des einzelnen Sprosses. 2 Einjähriger Sproß = aufrechter Blühsproß (AT, 1966), 3 Zweijähriger Sproß = junger Legtrieb (LT1, 1965), 4 Dreijähriger Sproß = älterer Legtrieb (LT2, 1964), 5 Mehrjähriger Sproß = alter Legtrieb (LTa), N Bodenniveau.

Pflanze ist die Kotyledonarregion von einer 5—8 cm dicken Schicht lebender Sprosse und Humus überdeckt. So kommt es dazu, daß nur die jüngsten Glieder (zwei bis vier Jahrgänge) des Sproß-Systems dem Boden aufliegen, während die älteren Teile unterirdisch verlaufen (vgl. Abb. 4).

Auf dem Lebensweg vom aufrechten, Blüten tragenden oder vegetativen Trieb zum unterirdischen alten Legtrieb erfährt jeder Sproß eine Umwandlung. Sowohl seine äußere Erscheinung als auch sein innerer Bau werden von einer Metamorphose erfaßt.

### b) Die Metamorphose des Sprosses

In ihrem ersten Lebensjahr üben die aufrechten Blühsprosse zwei Funktionen aus: Sie tragen die Infloreszenzen und sind mit ihren grünen Flügeln, ebenso wie die vegetativen Triebe, wesentlich an der Photosynthese beteiligt. Der Wechsel von der orthotropen in die plagiotrope Lage, und, damit Hand in Hand gehend, eine gleichzeitige Änderung der äußern und innern Sproßgestalt, ermöglichen den Sprossen (vegetative und reproduktive), eine neue Aufgabe zu übernehmen: Als junge Legtriebe dienen sie der Pflanze zur vegetativen Koloniebildung.

Die Metamorphose des Sprosses wird im folgenden von außen und innen beschrieben. Unser Ziel soll es sein, die bestehende Koordination zwischen der anatomischen Entwicklung und der Entwicklung zur sichtbaren endgültigen Gestalt des Sprosses aufzuzeigen.

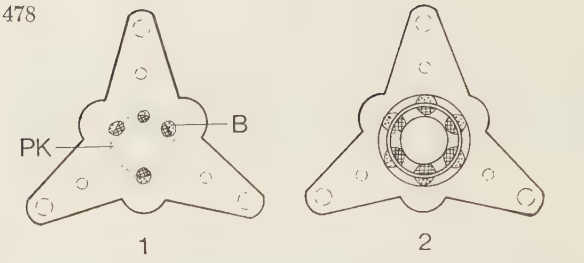
Die Jahreszahlen in Abb. 4.1 geben an, in welchem Jahr das betreffende Glied des Sproß-Systems als orthotroper Sproß entstand. 1963 z. B. bedeutet demnach, daß dieser Teil der Pflanze im Jahre 1963 als aufrechter, vegetativer oder reproduktiver Trieb gebildet wurde.

In Abb. 4.1 ist die Entwicklung des aufrechten Triebes (AT) zum unter der Erdoberfläche liegenden, alten Legtrieb (LTa), schematisch dargestellt.

#### *α*) Der einjährige Sproß (Abb. 4: 1966 AT)

Abb. 4.2 zeigt ein Stück eines orthotrop orientierten, grünen, dreiflügeligen Blühtriebes kurz nach dem Verblühen. Die Spreiten der Laubblätter sind größtenteils abgefallen, ihre Narbe ist in der Abb. erkennbar. Photosynthetisch aktiv sind nur noch die Flügel des Sprosses. Der eigentliche Sproß (Sproß ohne die Flügel) weist zu diesem Zeitpunkt in mittlerer Höhe einen Durchmesser von ca. 1 mm auf. In allen Blattachseln liegen Knospen. Am Ende der Vegetationsperiode geht der Sproß in die horizontale Richtung über und überdauert den Winter als grüner, geflügelter Legtrieb. Im nächsten Frühling werden sich aus seinen Achselknospen junge aufrechte Triebe entfalten.

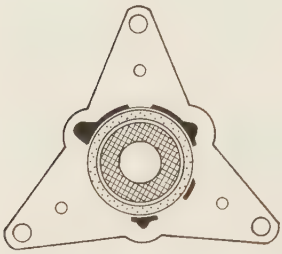
Der innere Bau dieses Sprosses, wie er sich kurz nach dem Verblühen darbietet, ist aus Abb. 5.5 ersichtlich Wir verfolgen, wie dieser Bau erreicht wird: Abb. 5.1 zeigt einen Querschnitt durch einen jungen Hauptsproß, der vor ca. fünf Tagen sein Streckungswachstum begonnen hat. Man erkennt eine Gliederung im Mark, Prokambiumring und Rinde. Drei stark entwickelte Gefäßbündel heben sich deutlich vom Nachbargewebe ab. Weitere Bündel sind im Entstehen begriffen. Von der Kambiumzone dieser kollateralen Leitbündel aus bildet sich sehr bald ein interfaszikuläres Kambium. Drei Wochen nach der



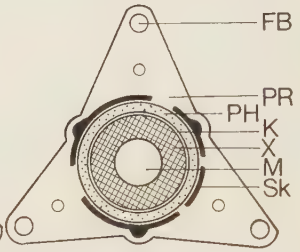

1



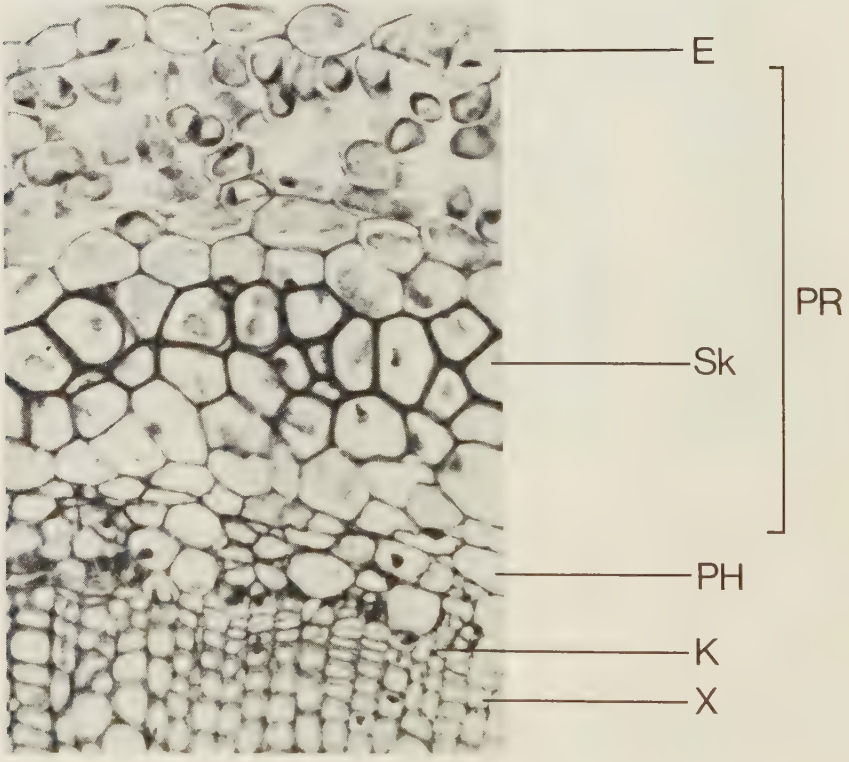
2



3




4




5

Knospenentfaltung — der junge Hauptsproß hat zu diesem Zeitpunkt das Längenwachstum noch nicht abgeschlossen — hat sich der Kambiumring geschlossen (Abb. 5.2). Das vom Kambium ausgehende sekundäre Dickenwachstum bewirkt eine Erstarkung des aufrechten Sprosses. Noch sind die Tracheen unverholzt. Nach weiteren drei Wochen, ca. ein Monat vor der Anthese, hat der Sproß seine endgültige Länge erreicht. Die Tracheen sind verholzt. Sowohl der Holz- als auch der Bastzylinder besteht nun aus mehreren, radial angeordneten Zellreihen. In den Mittelrippen der Flügel und in den innersten Schichten der primären Rinde erkennt man sklerenchymatisches Gewebe (Abb. 5.3). Schließlich ist kurz nach dem Verblühen der Infloreszenzen der Zustand von Abb. 5.4 und 5.5 erreicht. Die äußere Gestalt entspricht zu diesem Zeitpunkt Abb. 4.2. Der Sproß ist radiärsymmetrisch gebaut. Im Zentrum befindet sich der Markzylinder. Es folgen nach außen der Xylemmantel, die Kambiumregion, und der Mantel des Phloems. In den innersten Schichten (den 1—3 innersten Zellreihen) der sich anschließenden primären Rinde liegt eine Sklerenchymzone von meist einer bis drei Zellen Dicke. Der Holzkörper setzt sich aus Tracheen, Parenchymzellen und Libriformfasern zusammen. Zu Beginn der Vegetationsperiode werden große Tracheen gebildet, gegen das Ende zu eher englumige Gefäße. Wenn auch während des ganzen Jahres Libriformfasern entstehen, so überwiegen sie doch zahlenmäßig im Herbst (vgl. Fig. 2, Taf. 14). Im basalen Abschnitt des aufrechten Hauptsprosses oder Bereicherungstriebs (die beiden Sproßtypen entsprechen sich in ihrem inneren Bau völlig) sind diese Festigungselemente reichlicher vorhanden als in den oberen Regionen. Bemerkenswert ist noch, daß die vegetativen Triebe bei sonst gleichem inneren Sproßbau viel spärlicher Libriformfasern aufweisen als die reproduktiven. Im Phloem stellt man Siebröhren mit Geleitzellen und Bastparenchymzellen fest. Bastfasern sind keine zu erkennen. Dieser Mangel an vom Kambium gebildeten Festigungselementen wird durch sekundäre Veränderungen vorhandener Gewebe wettgemacht: Die innerhalb des Sklerenchymrings gelegenen Zellen der primären Rinde werden an der Grenze gegen das Phloem von einer Sklerose erfaßt. Die primäre Rinde besteht aus einem durch Interzellularen gelockerten Parenchym. Nach außen wird sie durch eine derbe Epidermis abgeschlossen. Die Gewebedifferenzierung hat bereits kurz nach dem Verblühen im wesentlichen für dieses Jahr den Endzustand erreicht. Das sekundäre Dickenwachstum nimmt noch einige Zeit seinen Fortgang. Bis zum Herbst vermag sich der Sklerenchymring bis auf wenige Lücken zu schließen (Abb. 5.4).

### *β*) Der zweijährige Sproß (Abb. 4: 1965 LT1)

Im Frühling 1966 haben sich aus den Blattachselknospen dieses jungen Legtriebs aufrechte Sprosse (Sproß 1966), Hauptsprosse und Bereicherungs-

Abb. 5. Histologische Entwicklung des aufrechten Blühtriebs (Sproß 1966). 1 Sproß am 5. Tag des Streckungswachstums, 2 Sproß am 20. Tag des Streckungswachstums, 3 1 Monat vor der Anthese, 4.5 Postfloration. Bezeichnungen wie in Abb. 6.

triebe, entwickelt. Die Internodien außerhalb des obersten aufrechten Triebs werden allmählich braun und gehen zugrunde (Abb. 4.1). Auch die Flügel des Legtriebs dorren ab. Abb. 4.3 zeigt einen jungen Legtrieb Ende Juli. Der erstarkte Sproß hat das primäre Rindengewebe gesprengt. Sekundäres Abschlußgewebe kommt zum Vorschein.

Schon im April, wenn die Flügel des Legtriebs noch voll im Besitz ihrer grünen Farbe und äußerlich auch sonst noch völlig intakt sind, verrät ein Sproßquerschnitt die sich anbahnenden Veränderungen (Abb. 6.1 und 6.3). In der

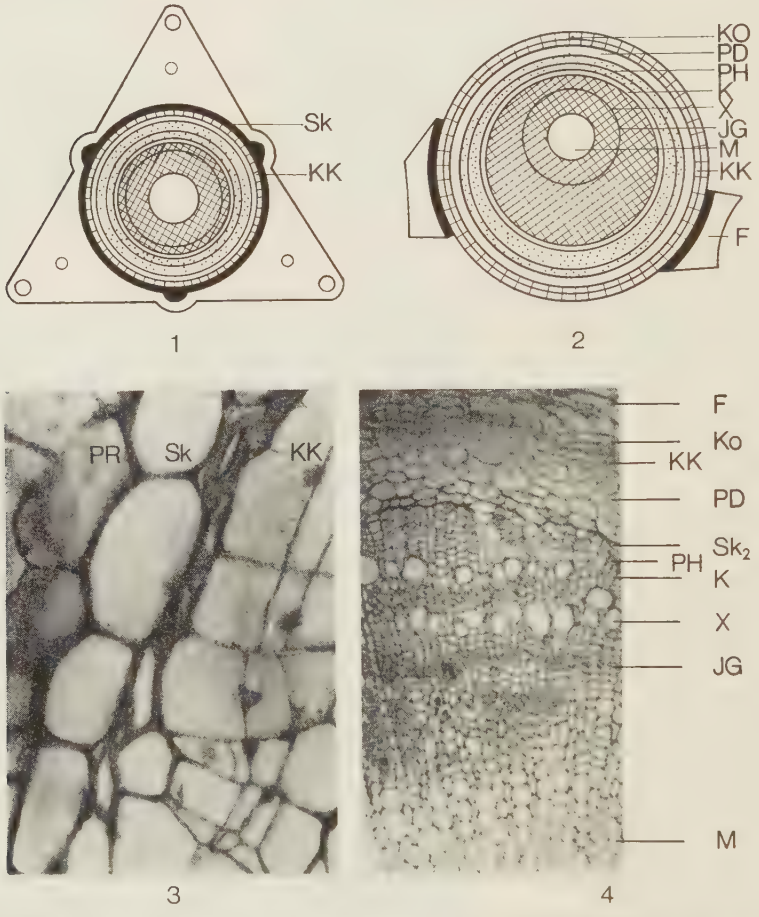



Abb. 6. Histologische Entwicklung des jungen Legtriebes (LT1, 1965). 1.3 Legtrieb im Frühling, 2.4 Legtrieb im Herbst, 3 Entstehung des Phellogens, B Leitbündel, E Epidermis, F Flügelrest, FB äußerstes Flügelbündel, JG Jahrringsgrenze, K Kambium, KK Korkkambium (Phellogen), Ko Korkschicht, M Mark, PD Phelloderm, PH Phloem, PK Prokambium, PR Primäre Rinde, SK Sklerenchym, SK2 Sklerenchym der sek. Rinde, X Xylem.

unmittelbar unter dem Sklerenchymring liegenden Zellschicht der primären Rinde bildet sich ein Phellogen (Abb. 6.3). Nach außen werden von hier aus Korkzellen, nach innen ein schmales Phelloderm abgeschieden. Kurz nach der Blütezeit weist das sekundäre Abschlußgewebe bereits eine Dicke von 4—5 radial angeordneten Zellen auf (Abb. 6.4). Die außerhalb des Periderm gelegenen Teile der primären Rinde sowie die Flügel sind verdorrt und werden nun abgestoßen (Abb. 6.4). Damit entledigt sich der Sproß aller Zellen, die einmal Chlorophyll enthielten und z. T. photosynthetisch aktiv waren. Die nun zweijährige Achse streift also gleichsam ihre Vergangenheit ab und erzielt bis zum Herbst einen inneren Bau, der sie zur Ausübung ihrer neuen Funktion als Organ der vegetativen Ausbreitung bestens befähigt. So sind im Xylem des zweiten Jahres die Libriformfasern in hoher Zahl vertreten. Sie verleihen dem Legtrieb eine außerordentliche Zähigkeit. Selbst der Tritt des Weidviehs vermag daher dem Sproß nicht viel anzuhaben. Indem die von zwei Markstrahlen flankierten Phloemteile einer Sklerose unterliegen, werden auch im Gebiet der sekundären Rinde weitere Festigungselemente eingebaut (Abb. 6.4). Abb. 6.2 und 6.4 zeigen den anatomischen Bau des jungen Legtriebs im Herbst (Oktober). Es fällt uns auf, daß vom zweiten Jahr an der unterhalb der Transversalebene gelegene Teil des Sprosses einen stärkeren Zuwachs erfährt als der oberhalb gelegene.

### γ) Der drei- und mehrjährige Sproß (Abb. 4: 1964 und älter, LT2 und LTa)

Die Legtriebe nehmen von Jahr zu Jahr an Umfang zu. In Abb. 4.4 erkennt man am Sproß 1964 noch einzelne Flügelreste. Nach seinem dritten oder vierten Lebensjahr verschwindet der Legtrieb meist unter der Erdoberfläche. Abb. 4.5 zeigt einen ca. zehnjährigen Sproß. Er weist einen Durchmesser von 10 mm auf und verläuft völlig unterirdisch. Er, der einmal Blüten trug, hat nun ein sehr wurzelähnliches Aussehen angenommen.

Im anatomischen Bau entspricht der Sproß 1964 und ebenso jeder ältere Legtrieb im wesentlichen dem jungen Legtrieb (Sproß 1965) im Herbst (Abb. 6.2). Durch die Tätigkeit des Kambiums erfahren der Holz- und der Rindenkörper von Jahr zu Jahr eine Erweiterung. Letzterer erhält zudem noch einen Zuwachs vom Phellogen her (Fig. 1, Taf. 14). Die Peridermschicht kann bei alten Sprossen eine Stärke von 10 Zellen erreichen. Durch die schon früher beschriebene, jährlich sich wiederholende, Sklerotisierung einzelner Gebiete des letztjährigen Phloems, entsteht auf dem Querschnitt der sekundären Rinde eine schwarze Bänderung (Fig. 1, Taf. 14). Auch im Holzteil läßt sich — durch unterschiedliche Färbung deutlich gemacht — eine Musterung erkennen (Fig. 2, Taf. 14). Sie entsteht dadurch, daß das Kambium auf dem ganzen Querschnitt periodisch, mehr oder weniger gleichzeitig, entweder Gefäße oder Libriformfasern bildet. Am Anfang der Vegetationsperiode werden hauptsächlich weitlumige Tracheen angelegt, am Ende überwiegt die Bildung von Holzfasern.

Wie werden die Spannungen, welche durch die beträchtliche Querschnittsvergrößerung entstehen, aufgefangen? Bestimmt trägt, wie man in Fig. 1 (Taf. 14) feststellen kann, eine passive Dehnung der Rindenparenchymzellen das ihre zur Lösung dieses Problems bei. Ferner erfahren die peripheren Zonen des Sprosses eine ständige Erweiterung dadurch, daß sich das Phellogen gelegentlich auch radial teilt. Schließlich können sich die Markstrahlen verbreitern und so zur Lockerung der Spannung beitragen. Dieses Dilatationswachstum kommt durch Zellteilungen in Markstrahlen zustande, so daß die ursprünglich einschichtigen Markstrahlen „mehrspurig" werden.

## 2. Symmetrieverhältnisse

„Von grundlegender Bedeutung für das Zustandekommen der Wuchsformen einer Pflanze und jeder organischen Gestalt überhaupt sind, wie zuerst Goebel und nach ihm Troll betont haben, die räumlichen Lagebeziehungen der Organe zueinander, die Symmetrieverhältnisse" (W. Rauh 1939, S. 416). Den Symmetriegesetzen unterstehen u. a. die Periodizität der Internodienlängen, und, in besonders starkem Maße, die Art der Verzweigung. Auf diese beiden Probleme soll im folgenden eingegangen werden.

### a) Die Periodizität der Internodienlängen

Verfolgt man messend die Länge der Internodien entlang eines aufrechten Triebes, so stellt man fest, daß sie in gesetzmäßiger Weise miteinander in Beziehung stehen. Bei jedem nach oben folgenden Internodium nimmt die Länge zu, bis ein Maximum erreicht ist. Dann verkürzen sich die Internodien wieder. Nach Troll (1937) wird die Längenperiode von den Außenfaktoren wohl modifiziert, aber nicht aufgehoben. Es erstaunt uns also nicht, daß sich entsprechende Internodien verschiedener Pflanzen unterschiedliche Längen aufweisen. Was jedoch bei allen *Cytisus*-Sprossen mehr oder weniger konstant bleibt, ist der Quotient aus den Längen zweier aufeinander folgender Internodien. Der Quotient wurde an der Basis und im Bereich des längsten Internodiums von vegetativen und reproduktiven Hauptsprossen errechnet. Aus Tabelle 1 ist deutlich ersichtlich, daß zwischen den vegetativen und den reproduktiven Trieben Unterschiede bestehen. Bei vegetativen Sprossen liegt der Quotient an der Basis im Bereich des Wertes 2. Gegen das längste Internodium (L) zu konvergiert er gegen 1. Bei 97 % aller geprüften Sprosse ist das gestreckteste Internodium (L) also beinahe gleich lang wie das vorhergehende (L-1). Die Folge davon ist eine flache, eingipfelige Längenkurve, wie sie in Abb. 7 dargestellt ist. Auch der Primärtrieb der Pflanze (vgl. Abb. 1) weist im großen und ganzen diese Form der Internodienkurve auf. Einzig die basalen Internodien sind etwas gestreckter als die entsprechenden des vegetativen Triebes der Adultpflanze. Tabelle 1 lehrt, daß sich der Blühsproß anders verhält. Bei ihm wird der um den Wert 2 schwankende Quotient der Sproßbasis von der Mehrzahl der

Tabelle 1. Quotient aus den Längen zweier aufeinander folgender Internodien. $\beta$ $\beta$-Vorblatt, F1 1. Folgeblatt, P Primärblatt. $\beta$P Internodium zwischen $\beta$-Vorblatt und Primärblatt. PF1 Internodium zwischen Primärblatt und erstem Folgeblatt usw. L Längstes Internodium. L-1 Dem längsten vorangehendes Internodium. * Stammen von verschiedenen Populationen

| Vergl. Internodien | Art des Sprosses | * Zahl der Prüflinge | Quotient 1—1,4 | 1,5—2 | 2,1—> |
|---|---|---|---|---|---|
| PF 1 / $\beta$P | Blühtrieb | 59 | 12 % | 42 % | 46 % |
| | veg. Trieb | 31 | 0 % | 35 % | 65 % |
| F 1 F 2 / PF 1 | Blühtrieb | 59 | 10 % | 45 % | 45 % |
| | veg. Trieb | 31 | 10 % | 30 % | 60 % |
| L-1 / L-2 | Blühtrieb | 58 | 30 % | 50 % | 20 % |
| | veg. Trieb | 33 | 64 % | 34 % | 2 % |
| L / L-1 | Blühtrieb | 62 | 40 % | 50 % | 10 % |
| | veg. Trieb | 36 | 97 % | 3 % | 0 % |

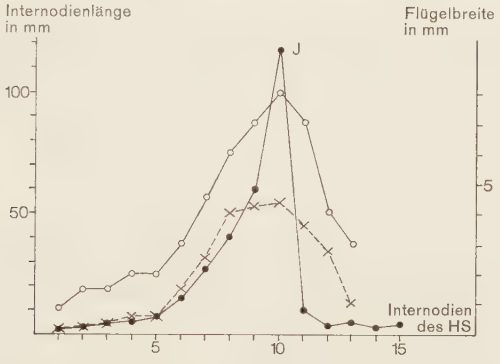



Abb. 7. Internodienlänge und Flügelbreite. ●——● Internodienlängen des reproduktiven Triebs, ×——× Internodienlängen des vegetativen Triebs, ○——○ Flügelbreite, J Infloreszenzbeginn, HS Hauptsproß.

Pflanzen (60 %) auch im Bereich des längsten Internodiums beibehalten. Dadurch, daß bei den meisten Sprossen das längste Internodium ungefähr doppelt so lang ist, als das vorangehende zweitlängste, weist die Internodienkurve des reproduktiven Triebes eine extreme Spitze auf (Abb. 7). Bei vielen Sprossen folgt unmittelbar auf das längste Internodium die Infloreszenz. In der Mehrzahl der Fälle ist jedoch vor dem Beginn der Blütenregion noch ein kurzes, ebenfalls geflügeltes Zwischenstück eingeschaltet. Durch die starke Internodienstreckung wird also eine Trennung der reproduktiven Sproßregion von der vegetativen erwirkt.

Auch die Flügelbreite untersteht den Gesetzmäßigkeiten der longitudinalen Symmetrie. Sie nimmt parallel zur Internodienlänge zu. Ihre größte Breite erreichen die Flügel im allgemeinen im längsten Internodium (Abb. 7).

### b) Die Verzweigung

Die longitudinale Symmetrie kann sich in der Verzweigung in einer basi-, meso- oder akrotonen Förderung der Seitentriebbildung äußern. Wie liegen die Verhältnisse bei *Cytisus sagittalis*? Es muß unterschieden werden zwischen der Verzweigung des Primärtriebes und der Verzweigung der Folgetriebe.

#### α) Die Verzweigung des Primärtriebes

Das Studium der Entwicklungsgeschichte gibt Aufschluß über die Verzweigungsverhältnisse bei der Jugendform von *C. sagittalis*. In Abb. 8 sind die Ergebnisse einer Untersuchung an 20 Primärtrieben von 5 Monate alten Pflan-

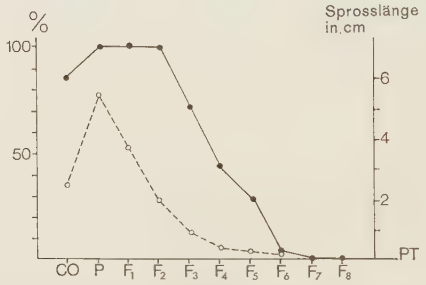



Abb. 8. Symmetrieverhältnisse am Primärtrieb (PT), ●——● Häufigkeit des Auswachsens der betreffenden Primärtriebknospen zu Seitentrieben 1. Ordnung, ○——○ Sproßlänge der Seitentriebe 1. Ordnung, Co Kotyledonen, P Primärblatt, F1 usw. Folgeblätter.

zen (vgl. Abb. 1.2), welche aus Samen verschiedener Herkunft (vgl. S. 471) gezogen wurden, aufgezeichnet.

Die Achselknospen der drei ersten Laubblätter haben sich bei allen geprüften Pflanzen zu Seitentrieben 1. Ordnung entwickelt. Spitzenwärts nimmt die Häufigkeit des Austreibens der Knospen ab. Nach dem 6. Folgeblatt unterbleibt die Seitenastbildung in allen Fällen. Die Zahlenangabe über das Auswachsen der Kotyledonarknospen kann nicht unbedingt als für die Pflanze typisch gelten, da beim Pikieren die Kotyledonarzonen einiger Pflanzen unter die Erde gelangten und die Kotyledonartriebe sich deshalb nicht entwickeln konnten. Die Kurve der durchschnittlichen Längen der Seitensprosse 1. Ordnung verläuft parallel zur eben geschilderten. Am längsten sind im Durchschnitt jene Seitentriebe, welche der Achsel des Primärblattes entspringen, am kürzesten jene, die zum 6. Folgeblatt gehören.

Der Primärtrieb verzweigt sich also eindeutig b a s i t o n.

### β) Die Verzweigung der Folgetriebe

Im ersten Lebensjahr bilden die aufrecht stehenden Hauptsprosse oft Seitentriebe, die wir S. 474 Bereicherungssprosse nannten. Als Legtriebe werden sie sich im nächsten Frühjahr ein weiteres Mal verzweigen. Aus ihren Blattachseln heraus werden sich neue aufrechte Hauptsprosse entfalten, welche das Sproß-System fortsetzen. Für sie sei der Begriff Innovationstriebe eingeführt. Diese zwei verschiedenen Verzweigungsarten werden im folgenden getrennt untersucht.

#### Verzweigung des aufrechten Hauptsprosses (Bildung von Bereicherungstrieben)

In den meisten Fällen ist der aufrechte Hauptsproß unverzweigt. Dort, wo aber Bereicherungstriebe ausgebildet werden, lassen sich interessante Beobachtungen anstellen. Von ihnen sei in den folgenden Zeilen die Rede.

Wie wir der Tabelle 2 entnehmen, weisen die Bereicherungstriebe bei allen drei untersuchten Populationen weniger Internodien auf als der Hauptsproß und sind daher auch kürzer. Ein Vergleich der Seitenachsen unter sich

Tabelle 2. Symmetrieverhältnisse am aufrechten Hauptsproß. * Die Internodien der Infloreszenz sind nicht mitgezählt. α, β Vorblätter, Fl usw. 1. Folgeblatt usw., HS Hauptsproß, P Primärblatt, ST Bereicherungstrieb

| Herkunft | Anzahl der Prüflinge | Durchschnittliche Internodienzahl | | | | Durchschnittliche Sproßlänge in cm | | | | Häufigkeit des Auswachsens der Achselknospen in % | | | | Prozentualer Anteil der Blühsprosse | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | * Blühtrieb | | veg. Trieb | | | | | | | | | | | | | |
| | | HS | ST | HS | ST | HS | α | β | P | α | β | P | Fl | α | β | P | Fl |
| Säckingen | 40 | 11±2 | 8±2 | 13±2 | 10±1 | 26 | 21 | 18 | 15 | 100 | 75 | 24 | 1 | 50 | 20 | 0 | 0 |
| Todtmoos | 15 | 8±2 | 6±1 | 10±1 | 7±1 | 20 | 16 | 11 | 0 | 100 | 85 | 0 | 0 | 20 | 0 | 0 | 0 |
| Winkel | 15 | 9±2 | 7±1 | 11±2 | 7±1 | 20 | 14 | 12 | 3 | 100 | 60 | 8 | 0 | 40 | 25 | 0 | 0 |

ergibt, daß der dem α-Vorblatt entstammende Bereicherungstrieb die größte Länge erreicht. Jeder nächsthöher entspringende Sproß ist kürzer. Sonst stimmen die Bereicherungstriebe in ihrem äußeren und inneren Bau völlig mit dem Hauptsproß überein. Diese Beobachtung deckt sich mit der Aussage P. Grooms (1908), der die Meinung vertrat, je näher die Insertion eines Seitenastes der Basis der Hauptachse liege, um so größer sei die Übereinstimmung seiner Internodienkurve mit derjenigen der Hauptachse.

Ähnlich wie die Kurve, welche die durchschnittliche Länge der Seitentriebe (ST) zeigt, verläuft auch jene, welche die Häufigkeit des Auswachsens der verschiedenen Blattachselknospen (α, β, P, Fl usw.) angibt. Bei allen bereicher-

ten Hauptsprossen ist der dem $\alpha$-Vorblatt entstammende Bereicherungstrieb vorhanden. Spitzenwärts werden immer seltener Seitenachsen gebildet. Die Knospen oberhalb des ersten Folgeblattes sind bei allen Prüflingen nicht ausgewachsen (Abb. 9).

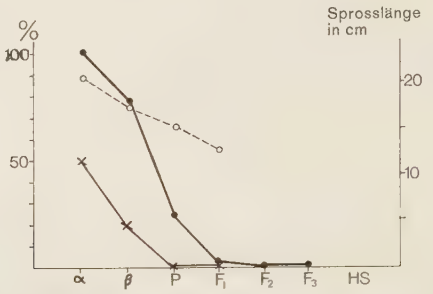



Abb. 9. Symmetrieverhältnisse am aufrechten Hauptsproß (HS). ●——● Häufigkeit des Auswachsens der betreffenden Hauptsproßknospen zu Bereicherungstrieben, ○——○ Sproßlänge der betreffenden Bereicherungstriebe, ×——× Prozentualer Anteil der reproduktiven Bereicherungstriebe.

Die Tendenz, blühende Seitentriebe zu bilden, nimmt offenbar am Hauptsproß von unten nach oben ebenfalls ab. Tragen bei den von Säckingen stammenden Pflanzen 50 % aller beim $\alpha$-Vorblatt inserierten Seitensprosse Infloreszenzen, so ist dies oberhalb des Primärblatts nicht mehr der Fall.

Tabelle 2 lehrt, daß die Pflanzen der verschiedenen Populationen im wesentlichen bezüglich Symmetrieverhältnisse am Hauptsproß miteinander übereinstimmen. Sie unterscheiden sich lediglich etwas in der durchschnittlichen Internodienzahl ihrer Hauptsprosse und Bereicherungstriebe und damit in der Sproßlänge. Auch die Stärke der Bereicherung ist bei den Todtmooser Hauptsprossen etwas geringer als bei den anderen Populationen. Allen gemeinsam ist aber eindeutig die basitone Förderung der Seitentriebbildung am aufrechten Hauptsproß.

Es drängt sich nun die Frage auf, ob der Hauptsproß mit seinen Bereicherungstrieben nicht als Synfloreszenz aufgefaßt werden könnte. Troll (1964) definiert als Synfloreszenz ein Verzweigungssystem, das aus einem Hauptsproß, der die Hauptfloreszenz trägt und den Seiten- oder Nebensprossen, den Parakladien, besteht. Die Floreszenz der Parakladien wird als Cofloreszenz angesprochen. Der Synfloreszenzbau folgt nach Troll im allgemeinen weitgehend dem in Abb. 10 wiedergegebenen Schema. Der die Parakladien umfassende Abschnitt des Hauptsprosses wird als Bereicherungszone bezeichnet. Demnach gliedert sich der Hauptsproß in eine Bereicherungszone und die Hauptfloreszenz. Das Internodium, welches der Hauptfloreszenz vorausgeht und oft das gestreckteste ist, wird Grundinternodium genannt.

Wie können nun die am aufrechten Hauptsproß von *Cytisus sagittalis* angetroffenen Verhältnisse aus dem von Troll aufgestellten Schema des Syn-

floreszenzbaus (Abb. 10.1) abgeleitet werden? Ein diesbezüglicher Versuch soll vorerst für einen stark bereicherten Hauptsproß, wie er in der Natur nur selten angetroffen wird, unternommen werden (Abb. 10.2).

Nimmt man im Trollschen Schema an, von der Hauptfloreszenz ginge eine Hemmwirkung aus, so würden die subfloralen Knospen am Austreiben gehindert. In gleichem Maße, wie die Hemmung schwächer würde, nähmen die Längen der Parakladien basipetal zu. Damit wäre genau die in Abb. 10.2 wiedergegebene Gestalt von *Cytisus sagittalis* erreicht. Als Indiz, daß bei unserer Pflanze tatsächlich eine subflorale Hemmungszone vorliegt, könnte das postflorale Austreiben der S. 474 erwähnten Spättriebe angeführt werden. Eine Übertragung der Trollschen Terminologie auf *C. sagittalis* scheint gerechtfertigt zu sein. Deshalb wird künftig die Gesamtheit der ein und derselben Achselknospe eines Legtriebs entstammenden aufrechten Triebe (Abb. 10.2) als Synfloreszenz angesprochen. Statt Bereicherungstrieb wird der Begriff Parakladium gebraucht.

Der blühende Hauptsproß von *C. sagittalis* gliedert sich in eine reproduktive und eine vegetative Region. Troll (1964) schlägt für die vegetative Region den von Goebel eingeführten Begriff Unterbau vor. Der Unterbau des

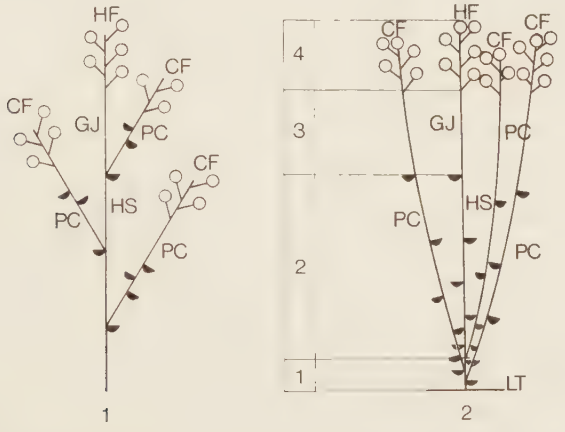



Abb. 10. Synfloreszenzbau. 1 Schema des allgemeinen Synfloreszenzbaus nach Troll, 2 Schema der Synfloreszenz von C. sagittalis, CF Cofloreszenz, GI Grundinternodium, HF Hauptfloreszenz, HS Hauptsproß, LT junger Legtrieb, PC Parakladium, 1—4 Zonen vgl. Übersicht 1 S. 490.

Flügelginsters besteht wiederum aus zwei Abschnitten: einer die ersten, kurzen Internodien umfassenden Bereicherungszone und einer sich bis an die Basis der Hauptfloreszenz ausdehnenden Hemmungszone. In dieser Region werden die Achselknospen zwar angelegt, wachsen jedoch nicht zu Parakladien aus. Aus Abb. 7 geht hervor, daß die Kurve der Internodienlängen des Hauptsprosses

unmittelbar vor der Floreszenz oder ein Internodium früher ein steiles Maximum aufweist. Dieses stark gestreckte Internodium, das oft ca. die doppelte Länge des vorangehenden erreicht und dadurch die reproduktive Region von der vegetativen abhebt, kann mit dem Grundinternodium Trolls identisch gesetzt werden. Der Leser findet diese Verhältnisse S. 490 in der Übersicht dargestellt.

Die Synfloreszenzen von *C. sagittalis* sind jedoch, wie schon erwähnt, nur selten in der soeben geschilderten reichen Form ausgebildet. Oft bestehen sie nur aus dem blühenden Hauptsproß. Im Extremfall ist dieser sogar rein vegetativer Natur, also zweiflüglig. Innerhalb dieser zwei Grenzformen existiert eine Menge von Zwischenformen. Es ist z. B. nur ein Parakladium ausgebildet,

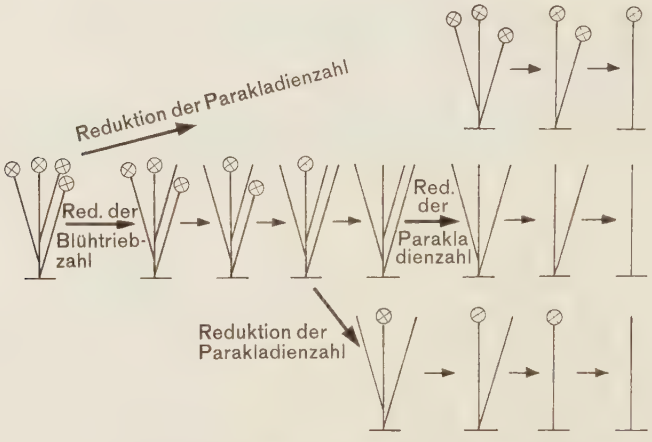



Abb. 11. Reduktionsreihen innerhalb der Synfloreszenzen.

oder ein Teil der Parakladien ist vegetativ, der andere Teil reproduktiv usw. Alle während der Untersuchungen gefundenen Formen sind in Abb. 11 aufgezeichnet. S. 486 wurde nachgewiesen, daß am Hauptsproß in akropetaler Richtung immer seltener Parakladien gebildet werden. Ferner wurde an jener Stelle gezeigt, wie die Tendenz zur Bildung von reproduktiven Parakladien spitzenwärts ebenfalls abnimmt. In der Gestaltung der Synfloreszenz von *C. sagittalis* sind also deutlich zwei Reduktionstendenzen zu erkennen:

1. Abnahme der Zahl der Parakladien durch das Tiefergreifen der Hemmungszone.

2. Seltenere Ausbildung von reproduktiven Parakladien. Beide Arten von Reduktion verlaufen in basipetaler Richtung, während die Anlage der Parakladien von unten nach oben erfolgt.

In Abb. 11 wird der Versuch unternommen, auf Grund dieser zwei Reduktionstendenzen, den unbereicherten vegetativen Hauptsproß aus der stark bereicherten Synfloreszenz von *C. sagittalis* und damit letztlich aus dem Troll-

schen Synfloreszenzschema abzuleiten. Die während der Untersuchungen gefundenen, verschieden reich verzweigten Synfloreszenzen sind in Abb. 11 als vermittelnde Zwischenformen in morphologischen Reihen angeordnet.

Wenden wir uns einen Augenblick den in Abb. 11 dargestellten vegetativen Hauptsprossen und ihren ebenfalls vegetativen Parakladien zu. Dürfen auch diese sterilen Gebilde als Synfloreszenzen angesprochen werden? Da keine experimentellen Untersuchungen vorliegen, kann es sich im folgenden nur um einen Deutungsversuch handeln. Wir überlegen uns auf Grund der morphologischen Gegebenheiten, welche physiologischen Vorgänge sich abspielen könnten.

Wie schon mehrfach erwähnt, zeichnen sich die reproduktiven Sprosse von *C. sagittalis* gegenüber den vegetativen nicht nur durch den Besitz einer Floreszenz, sondern auch durch die unterschiedliche Flügelzahl des Unterbaus aus. Knospen, welche überwintern, bestehen meistens aus den Anlagen der beiden Vorblätter und der drei bis fünf ersten Laubblätter. Die beiden Vorblätter stehen sich direkt gegenüber. Der Divergenzwinkel zwischen dem $\beta$-Vorblatt und dem Primärblatt beträgt meist etwas weniger als 180°. Zwischen den folgenden Blättern verkleinert er sich nochmals ein wenig, bis schließlich beim 3.—5. Laubblatt ein Winkel von 144° erreicht ist (vgl. Fig. 4 und 5, Taf. 15). Auf diese Art sind alle Knospen gebaut, gleichgültig, ob sich daraus ein blühender oder ein vegetativer Hauptsproß entfaltet. Sind im Frühling gewisse physiologische Bedingungen, deren stoffliche Grundlagen mir nicht bekannt sind, erfüllt, werden auch die neuen Blätter in 2/5-Stellung angelegt, und es entwickelt sich ein dreiflügliger Hauptsproß mit einer Hauptfloreszenz. Sind die physiologischen Bedingungen nicht optimal, werden die neuen Blätter distich angelegt, woraus Zweiflügligkeit resultiert.

S. 486 wurde gezeigt, daß am Hauptsproß die reproduktiven Parakladien spitzenwärts von vegetativen abgelöst werden. Auch hierfür soll ein Erklärungsversuch gewagt werden: Herrschen in der Knospe bezüglich Blütenbildung ideale physiologische Bedingungen, entwickelt sich nicht nur der Hauptsproß zum Blühtrieb, sondern auch alle Parakladien. Sind die Bedingungen weniger günstig, können nur der Hauptsproß und die zuerst angelegten, also die untersten Parakladien, zur Blütenbildung induziert werden. Die oberen Parakladien weisen in diesem Fall nur zwei Flügel auf. Wenn in der Knospe die physiologischen Bedingungen so sind, daß für den Hauptstoß eine Floreszenzbildung nicht möglich ist, kann auch für seine sämtlichen Parakladien nur Zweiflügligkeit in Frage kommen.

Für die Richtigkeit der geäußerten Vermutungen sprechen folgende Beobachtungsergebnisse:

1. Bei mehr oder weniger allen vegetativen Sprossen stellt man fest, daß die untersten Internodien, also jene Sproßabschnitte, welche, noch gestaucht, schon in der Herbstknospe vorhanden waren, drei Kanten oder schmale Flügel aufweisen. Erst vom 3.—5. Laubblatt an stellt sich die reine Zweiflügligkeit ein.

2. Man findet Sprosse, welche nicht nur in den untersten Zonen dreiflüglig sind, wie dies unter 1. erwähnt wurde, sondern welche ihre drei Flügel bis fast zur Triebspitze beibehalten. Die Sprosse tragen aber keine Floreszenz, sondern die letzten 2—3 Internodien sind zweiflüglig. Die physiologischen Bedingungen erlaubten nur, den Unterbau des Sprosses nach der Art der Blühtriebe zu gestalten. Eine Floreszenzbildung war nicht mehr möglich.

3. Es wurde in keinem Fall festgestellt, daß an einem reproduktiven Hauptsproß z. B. das beim $\alpha$-Vorblatt inserierte Parakladium zweiflüglig und ein oberes dreiflüglig war.

4. Aus vegetativen Hauptsprossen wachsen immer nur vegetative, nie aber reproduktive Parakladien.

Betrachtet man den verzweigten, vegetativen Hauptsproß unter den genannten Aspekten im Rahmen der in Abb. 11 gezeichneten Verzweigungsformen, so kann man ihn als Spezialfall einer Synfloreszenz auffassen. Sehen wir den zweiflügligen Sproß also gleichsam als ärmeren Bruder des dreiflügligen Blühtriebs, so läßt sich für die Synfloreszenz von *C. sagittalis* die folgende Übersicht geben:

Übersicht 1

| | Schema des Synfloreszenzbaus nach Troll | Synfloreszenzbau von *Cytisus sagittalis* | | Zone in Abb. 10 |
|---|---|---|---|---|
| | | reproduktiver HS | vegetativer HS | |
| Reproduktive Region | Hauptfloreszenz | Hauptfloreszenz | kürzere Internodien | 4 |
| | Grundinternodium | Grundinternodium | längstes Internodium | 3 |
| Vegetative Region = Unterbau | Bereicherungszone | Hemmungszone | Hemmungszone | 2 |
| | HS | Bereicherungszone | Bereicherungszone | 1 |
| | $LT_1$ | | | |

Verzweigung des jungen Legtriebs (Bildung von Innovationstrieben)

Am Ende der ersten Vegetationsperiode legen sich Hauptsproß und Parakladien zu Boden. Ihre weitere Entwicklung verläuft vollkommen gleich. Im Frühling entspringen den Blattachselknospen des jungen Legtriebs neue Hauptsprosse, welche das Sproß-System fortsetzen, die Innovationstriebe. Lassen sich die Gesetzmäßigkeiten, nach welchen die Verzweigung erfolgt, herausarbeiten?

Die Ergebnisse einer Untersuchung an Legtrieben verschiedener Populationen sind in Tabelle 3 und Abb. 12 festgehalten. Es wurden nur Legtriebe geprüft, die letztes Jahr entweder reproduktive oder vegetative Hauptsprosse ohne Bereicherung oder aber Parakladien waren. Ihre basalen Knospen hatten sich also letztes Jahr nicht entfaltet.

Tabelle 3. Symmetrieverhältnisse am jungen Legtrieb. α, β Vorblätter, P Primärblatt, F1 usw. 1. Folgeblatt usw.

| Herkunftsort | Zahl der Prüflinge | Häufigkeit des Auswachsens der Legtriebknospen zu Innovationssprossen | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | α % | β % | P % | F 1 % | F 2 % | F 3 % | F 4 % | F 5 % | F 6 % | F 7 % | F 8 % | F 9 % | F 10 % |
| Säckingen | 20 | 5 | 5 | 5 | 15 | 50 | 80 | 90 | 80 | 50 | 30 | 5 | 2 | 0 |
| Todtmoos | 10 | 0 | 10 | 20 | 80 | 100 | 80 | 10 | 0 | | | | | |
| Würenlingen | 22 | 0 | 2 | 15 | 40 | 75 | 80 | 60 | 40 | 0 | 0 | | | |

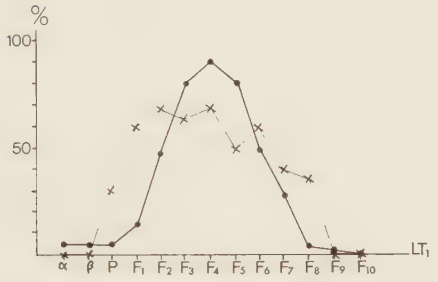



Abb. 12. Symmetrieverhältnisse am jungen Legtrieb (LT1). ●——● Häufigkeit des Auswachsens der betreffenden Legtriebknospen zu aufrechten Trieben, ×——× Prozentualer Anteil der reproduktiven aufrechten Triebe.

Bei den Vertretern aller drei Populationen sind die den ersten und letzten Knoten des Legtriebs zugehörigen Knospen am Austreiben gehemmt. Nur die Knospen der mittleren Legtriebzone haben sich zu Innovationstrieben entwickelt. An den Säckinger Pflanzen wurde zudem durch Messung festgestellt, daß die dem Bereich des 3. Folgeblattes entstammenden Innovationssprosse während des Auswachsens längenmäßig am stärksten gefördert sind. Bei den ausgewachsenen Trieben konnte dieser Sachverhalt nicht mehr beobachtet werden. In diesem mittleren Abschnitt dominieren auch die Hauptsprosse, welche Floreszenzen tragen, gegenüber den vegetativen. Waren die wenigen Innovationstriebe der untersten und obersten Legtriebregion alle vegetativer Natur, so beträgt der Anteil der blühenden Innovationssprosse in der mittlern Zone der Abstammungsachse bis 60 % (vgl. Abb. 12).

Die Sprosse von *C. sagittalis* erfahren offenbar durch den Übergang von der orthotropen zur plagiotropen Lage bezüglich Symmetrieverhältnisse eine Umstimmung. War die Seitentriebbildung am aufrechten Hauptsproß basiton gefördert (vgl. S. 486), so tritt nun beim Legtrieb eine mesotone Förderung in Erscheinung. Da jedoch die äußersten Internodien des Legtriebs im Laufe des Jahres zugrunde gehen, geht die Mesotonie in eine sekundäre Akrotonie (Troll 1937) über. Diese Verhältnisse sind in der Übersicht 2 zum Ausdruck gebracht.

Übersicht 2

| Aufrechter Trieb | | Legtrieb |
|---|---|---|
| reproduktiv | vegetativ | reproduktiv oder vegetativ |
| Floreszenz | kürzere Internodien | † |
| Grundinternodium | längstes Internodium | (†) |
| Hemmungs- | zone | Innovationszone |
| Bereicherungs- | zone | Hemmungszone |

† stirbt ab

Die Knospen der mittleren Zonen des Legtriebs, welche letztes Jahr, als der Trieb noch aufrecht stand, einer Hemmung unterlagen, sind jetzt ausgewachsen. Die Knospen der untersten Sproßzonen, welche im Vorjahr hätten austreiben können, und jene der obersten Abschnitte, sind nun gehemmt.

Nicht nur die Verhältnisse der longitudinalen, sondern auch jene der lateralen Symmetrie erfahren durch die Lageänderung des Sprosses eine Verschiebung. War der aufrechte Trieb radiärsymmetrisch gebaut (vgl. Abb. 5.4), so stellt man beim Legtrieb (Sproß 1965) am Ende der Vegetationsperiode Dorsiventralität fest. Der Sproß ist hypoton gefördert (vgl. Abb. 6.2). Da im Frühling, wenn die Innovationstriebe ihr Streckungswachstum beginnen, der Legtrieb noch einen radiärsymmetrischen Bau aufweist, haben die Innovationstriebe, gleichgültig, ob sie der Ober- oder Unterseite des Legtriebs entstammen, alle dieselbe Stärke. Die Hypotonie kann sich also auf die Verzweigung nicht auswirken.

Aus dem Gesagten ist deutlich geworden, daß sich das Sproß-System von *C. sagittalis* sympodial-monochasial fortsetzt (vgl. Abb. 14.3 und 14.4).

Die Verzweigung von *C. sagittalis* gehorcht inneren Gesetzen, den Symmetrieverhältnissen. Sie ist nicht etwa eine Folge der Umwelteinflüsse. Die Innovationstriebe z. B. entwickeln sich aus den mittleren Zonen des Legtriebs, lange bevor dessen äußerste Internodien zugrunde gehen. Das Absterben der Legtriebspitze kann also keinesfalls die Ursache der Mesotonie sein.

### 3. Die Wuchsform von Cytisus sagittalis

Bekanntlich unterscheidet man bei den Holzgewächsen zwei Hauptformen: Bäume und Sträucher. Nach Troll (1937) und Rauh (1937) sind es die Symmetrieverhältnisse, welche die Entstehung des einen oder andern Wuchstyps bewirken. Akrotone Verzweigung des primären Achsenkörpers hat baumförmigen, basitone Verzweigung strauchförmigen Wuchs zur Folge. Der strauchförmige Wuchs ist nicht so einheitlich wie jener der Bäume. Troll (1937) schildert einen ersten Strauchtyp am Beispiel von *Rosa-* und *Berberis*-Arten. Bei allen diesen Pflanzen entwickeln sich am Hauptsproß schon früh aus den Kotyledonenachseln und aus den Achseln der basalen Laubblätter Seitenäste, die den Hauptsproß im Wachstum überflügeln. Nachdem sie einige Zeit aufrecht gewachsen sind, gehen sie in die plagiotrope Lage über. Verzweigungen erfolgen meist aus den Knospen der Oberseite heraus. Bezüglich longitudinaler Symmetrie ist an den Seitenästen im allgemeinen keine strenge Regelmäßigkeit festzustellen.

Ein zweiter Strauchtyp wird nach Rauh (1937) durch *Corylus avellana, Syringa vulgaris* u. a. vertreten. Auch bei ihm überflügeln die der basalen Zone des Primärsprosses entstammenden Seitenäste bald ihre Mutterachse im Wachstum. Im Gegensatz zum oben beschriebenen, ersten Typ strauchförmigen Wuchses verzweigen sich die Seitentriebe hier im zweiten Jahr eindeutig aus den obersten Blattachselknospen heraus (vgl. Abb. 14.3). Die basalen Knospen sind vorläufig gehemmt und dienen in späteren Jahren der Erneuerung. Während sich die Gesamtpflanze also basiton verzweigt, sind die Einzeläste akroton gefördert. Diese Art von Strauch vereinigt demnach in seiner Organisation sowohl Merkmale des baum- als auch des strauchförmigen Wuchses.

Wenn wir die Entwicklungsgeschichte und die Verzweigungsverhältnisse von *Cytisus sagittalis* mit dem soeben Dargelegten vergleichen, so fällt uns eine gewisse Übereinstimmung auf (vgl. Abb. 14.3 und 14.4). Wie beim *Corylus*-Typ, erfolgt auch beim Flügelginster im ersten Entwicklungsjahr eine basitone Verzweigung, indem die Kotyledonarknospen und die Achselknospen der ersten Laubblätter zu Seitentrieben I. Ordnung auswachsen (vgl. S. 484 und Abb. 1.2). Damit ist der strauchförmige Wuchs eingeleitet. Im zweiten und jedem spätern Lebensjahr verzweigen sich die Einzelsprosse von *Cytisus sagittalis* mesoton (sekundär akroton), jene von *Corylus* akroton. Die basalen Knospen des Sprosses sind in beiden Fällen vorhanden, treiben aber nicht aus (vgl. Abb. 14.3 und 14.4). Bei beiden Pflanzen wird das Sproß-System sympodial-monochasial fortgesetzt. Im Gegensatz zu *Corylus* behalten jedoch die Seitentriebe des Flügelginsters ihre orthotrope Richtung nur einige Zeit bei. Gegen das Ende der Vegetationsperiode legen sie sich nieder und gelangen schließlich im Laufe der Jahre unter die Erdoberfläche (vgl. S. 476). Wie sich dabei die äußere Gestalt und anatomische Struktur dieser Triebe wandelt, wurde S. 479 ff. beschrieben.

Im Wuchsformschema (Abb. 13.1 und 13.2) sind der Übersichtlichkeit wegen nicht alle Sprosse eingezeichnet. In Wirklichkeit kommen mehrere, den

mittleren Regionen der jungen Legtriebe entstammende Innovationstriebe samt ihren Parakladien für die Fortsetzung des Sproß-Systems in Frage. Sie alle legen sich radial nach außen und nach der Seite zu Boden, so daß das aus einem Gewirr von ober- und unterirdisch verlaufenden Trieben bestehende Sproß-System scheibenförmige Gestalt annimmt (Abb. 13.1 und Fig. 6, Taf. 15).

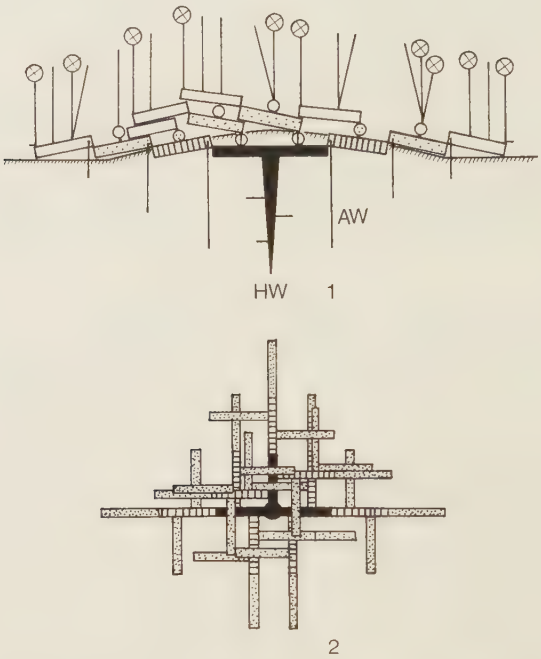



Abb. 13. Wuchsformschemata. 1 Aufriß, 2 Grundriß.

Sproß 1962
Sproß 1963
Sproß 1964
Sproß 1965
Sprosse der entsprechenden Jahrgänge, welche nach hinten laufen.
vegetativer Sproß 1966
reproduktiver Sproß 1966
HW Hauptwurzel, AW sproßbürtige Wurzeln

Die Primärwurzel bleibt erhalten. Jedenfalls war sie bei vier ausgegrabenen, ca. zehn- bis zwölfjährigen Pflanzen noch völlig intakt. Sie wies Längen von bis zu 40 cm und einen Durchmesser von 1,5—2 cm auf. Die Adventivwurzeln, welche ursprünglich an der Basis der aufrechten Triebe entstanden sind (vgl. Abb. 3), können im Laufe der Jahre auch beinahe solche Längen erreichen. Sie helfen mit, das zähe Sproß-System im Boden zu verankern.

Es drängt sich ein Vergleich auf zwischen der Wuchsform von *C. sagittalis* und jener anderer Zwergsträucher. Die Wuchsform unserer Pflanze erinnert sehr stark an die Organisation der Spaliersträucher wie *Loiseleuria procumbens, Arctostaphylos uva ursi, Globularia cordifolia, Dryas octopetala* u. a. Rauh (1937) nennt als Charakteristik des Spalierwuchses folgende Merkmale: Plagiotrope Wuchsrichtung; kräftige Hauptwurzel, die in ihrer Tätigkeit durch reiche sproßbürtige Bewurzelung unterstützt wird; meso- bis akrotone und hypotone Förderung der Seitenastbildung; die hypoton geförderten Seitenäste bewirken ein Randwachstum des Spaliers.

Auch mit den niederliegenden Zwergsträuchern (z. B. *Teucrium montanum, Fumana vulgaris*) hat die Wuchsform des Flügelginsters eine gewisse Ähnlichkeit. Für sie nennt Rauh (1937) folgende typische Eigenschaften: Plagiotrope Wuchsrichtung; eine homorhize Bewurzelung fehlt, die longitudinale Symmetrie ist wenig ausgeprägt, im wesentlichen erfolgt eine Erneuerung aus den basalen Abschnitten des Hauptsprosses und der Seitenäste.

Kann die Wuchsform von *Cytisus sagittalis* einem dieser Wuchstypen zugeordnet werden? Die Entwicklung der Jugendstadien verläuft bei allen drei Formen sehr ähnlich: Der Primärsproß geht nach anfänglich orthotroper Orientierung in die plagiotrope Lage über, indem das Hypokotyl eine rechtwinklige Krümmung erfährt. Die Seitenäste verhalten sich z. T. ebenso. Während die Sprosse der Spalierformen und der niederliegenden Zwergsträucher ihr Längenwachstum plagiotrop fortsetzen, nehmen jene von *C. sagittalis* die horizontale Lage erst nach abgeschlossenem Längenwachstum ein. In der Wuchsrichtung unterscheidet sich der Flügelginster also wesentlich von den beiden andern Formen. Er stimmt hingegen in bezug auf die Bewurzelung und die Verhältnisse der Verzweigung völlig mit den Spaliersträuchern überein: Auch da erkennt man eine kräftige Hauptwurzel und zahlreiche Adventivwurzeln. Auch da verzweigen sich die Seitenäste mesoton (sekundär akroton) bei in Ruhe verharrenden basalen Knospen. Andererseits unterscheidet sich der Flügelginster in diesen zwei Merkmalen von den niederliegenen Zwergsträuchern, bei welchen die homorhize Bewurzelung im allgemeinen fehlt, und die longitudinale Symmetrie wenig ausgeprägt ist. Eine Besonderheit gegenüber den Spaliersträuchern und niederliegenden Zwergsträuchern stellt auch der unterirdische Verlauf großer Teile des Sproß-Systems von *C. sagittalis* dar.

Die Wuchsform von *C. sagittalis* kann also keinem der beiden besprochenen Wuchstypen zugeordnet werden. Sie entspricht auch andern, im ersten Moment ähnlich erscheinenden Wuchstypen, wie den ausläuferbildenden Sträuchern (*Symphoricarpus racemosus, Vaccinium myrtillus* usw.) oder den Polsterpflanzen (*Silene acaulis, Raoulia rubra* usw.), nicht. Bei *Vaccinium myrtillus* z. B. besitzt der Primärtrieb nur beschränktes Wachstum. Die Seitensproßbildung ist basiton gefördert. Am Primärsproß übernehmen hauptsächlich die Kotyledonarsprosse die Fortsetzung des Sproß-Systems. Im distalen Teil verzweigt sich der Primärsproß nur schwach. An der Basis der

starken Kotyledonartriebe bilden sich ausläuferartige Seitensprosse, die ein längeres Stück plagiotrop unterirdisch dahinwachsen. Dann richten sie sich an ihren Enden auf und verzweigen sich sympodial.

Das über und unter der Erdoberfläche liegende Sproß-System des Flügelginsters kann bei flüchtiger Betrachtung ohne weiteres den Eindruck eines Geflechts von Ausläufern erwecken. Daher kommt es wohl, daß in der Literatur Beschreibungen gegeben werden, die für *Cytisus sagittalis* kriechende Stengel oder Stämmchen (vgl. Einleitung) erwähnen. Ausläufer sind ihrem Wesen nach den basalen Blattachseln des Hauptsprosses entstammende Seitentriebe. Sie zeichnen sich vor allem durch plagiotropes Wachstum aus. Dies hat zur Folge, daß sie entweder über die Bodenoberfläche (photophile Ausläufer) oder unterirdisch (geophile Ausläufer) dahinkriechen. Für Ausläufer typisch ist auch die starke Verlängerung der Internodien.

Die Legtriebe von *Cytisus sagittalis* verhalten sich völlig anders. Im Gegensatz zu den Ausläufern wachsen sie im Vorjahr als Hauptsprosse nur in orthotroper Richtung. Sie tragen Laubblätter, z. T. Infloreszenzen und sind mit ihren grünen Flügeln photosynthetisch aktiv. Erst am Ende der Vegetationsperiode, nachdem das Streckungswachstum schon längst abgeschlossen ist, gehen sie in die plagiotrope Lage über und erfahren eine äußere und innere Umwandlung. Die Legtriebe weisen als ehemalige aufrechte Hauptsprosse auch keine verlängerten Internodien auf.

Es scheint, daß diese Art vegetativer Ausbreitung nicht sehr häufig ist. Jedenfalls konnte ich in der mir zur Verfügung stehenden Literatur nirgends eine Beschreibung dieses Sachverhalts finden. Einzig in G. Mörchens Arbeit über „Wuchsformen heimischer Rubiaceen" (1965) stieß ich auf eine Angabe, wonach bei *Cruciata laevipes* ein ähnliches Verhalten vorliegen kann. Bestimmt breiten sich noch andere Pflanzen auf die gleiche Weise wie *Cytisus sagittalis* aus. Es soll hierfür der Begriff vegetative Ausbreitung durch Legtriebe eingeführt werden. Die Legtriebe dienen der Pflanze, ebenso wie die Ausläufer, zur vegetativen Ausbreitung.

Die Gesamtgestalt von *C. sagittalis* bildet eine eigenartige Sonderform unter den Zwergsträuchern, die besonders dadurch ausgezeichnet ist, daß die Hauptsprosse und Parakladien der Synfloreszenzen sich in der Weiterentwicklung in unterirdisch verlaufende Legtriebe umwandeln. Wir möchten die Organisationsform von *C. sagittalis* als Legtriebstrauch bezeichnen.

C. Raunkiaer (1905) versuchte, die verschiedenen Vegetationsformen zu gruppieren. In seiner Arbeit „Types biologiques pour la géographie botanique" teilt er die Gewächse auf Grund von Lage und Schutz der überdauernden Erneuerungsorgane während der ungünstigen Jahreszeit in fünf Lebensformenklassen mit Untertypen ein. J. Braun-Blanquet (1964) gibt für eine Klasse im Raunkiaerschen System, die Chamaephyten (Oberflächenpflanzen) folgende Merkmale an: „Die Erneuerungsknospen liegen über der Erdoberfläche und genießen daher nur den Schutz, den die Pflanze selbst zu gewähren

vermag, sei es durch Knospenschutz, durch dichtgedrängten Wuchs, oder durch abgestorbene Sprosse." Wie die Polsterpflanzen und die Spaliersträucher, so kann auch *Cytisus sagittalis* zu den Chamaephyten gestellt werden.

Der Flügelginster kann sich durch die Legtriebbildung rasch und massiv ausbreiten. Andere Arten haben es schwer, in seinem dichten Sproßgewirr aufzukommen. So vermag er auf den mageren Bergweiden der Vogesen, des Juras und des Schwarzwaldes sehr gut zu gedeihen. Der Tritt des Weidviehs kann den zähen Legtrieben nicht schaden. Falls ein Legtrieb dennoch zerstört wird, ist die Teilpflanze dank der reichen sproßbürtigen Bewurzelung in der Lage, das Leben selbständig weiterzuführen. Die grünen geflügelten Sprosse werden, da sie verholzt sind, nach Gams in Hegi (1924, IV/3) vom Großvieh verschmäht. Es ist also nicht erstaunlich, wenn der Flügelginster auf solchen Weiden oft

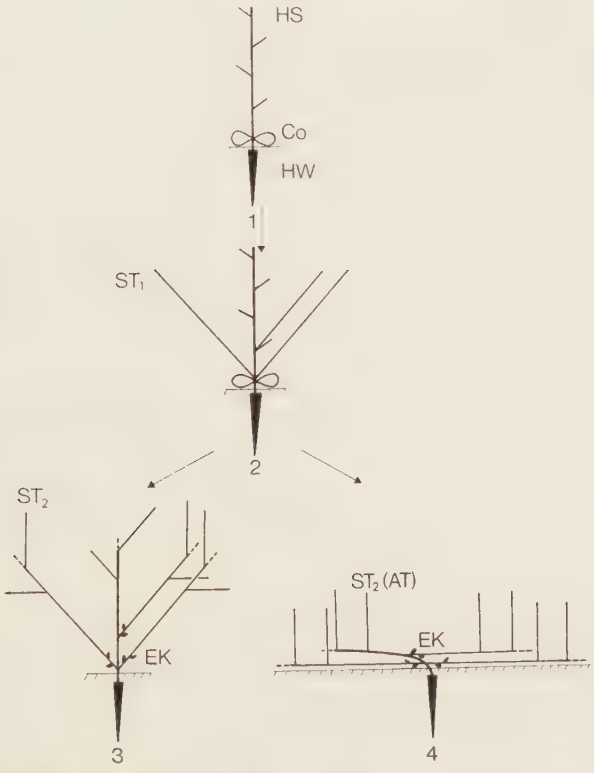



Abb. 14. Ableitung der Wuchsform von *C. sagittalis* aus den urpflanzlichen Verhältnissen. 1 urpflanzliche Verhältnisse. 2 Die basalen Blattachselknospen des Hauptsprosses (HS) sind zu Seitentrieben 1. Ordnung (ST1) ausgewachsen. 3 Strauchform des *Corylus*-Typs. Akrotone Verzweigung der ST1 zu Seitentrieben 2. Ordnung (ST2). 4 Cytisus sagittalis. Das Sproß-System des *Corylus*-Typs liegt dem Boden auf. Co Kotyledonen, HW Hauptwurzel, HS Hauptsproß, EK Erneuerungsknospen.

stärker vertreten ist, als alle anderen Gewächse. E. Oberdorfer (1957) unterscheidet in der „Assoziationsgruppe der (wärmeliebenden) Flügelginsterweiden" zwei Assoziationen: Das Festuco-Genistelletum Issler 27 und das Aveno-Genistelletum ass. nov. Die erste Assoziation, mit *Festuca rubra* als Hauptrasenbildner, ist nach E. Issler (1942) und Oberdorfer (1957) für die Extensiv-Magerweiden des Südschwarzwaldes und der Südvogesen, die zweite für die verheideten Magerweiden auf kalkfreien Lehmböden des Ostschwarzwaldes und der Schwäbischen Alb typisch.

Wir erwarten noch eine Antwort auf die Frage, wie sich die sehr spezielle Wuchsform von *Cytisus sagittalis* aus dem urpflanzlichen Schema heraus verstehen läßt. Gehen wir für diese rein morphologische Ableitung vom Schema einer dikotylen Pflanze aus, wie es in den Grundzügen von Sachs entworfen wurde (Abb. 14.1). Wir erkennen daran die Hauptwurzel, das Hypokotyl, zwei Kotyledonen und einen Hauptsproß, der in Knoten mit abgehenden Blättern und Internodien gegliedert ist. In allen Blattachseln liegen Knospen. Folgende, in unserer Vorstellung sich abspielende Änderungen führen von den urpflanzlichen Verhältnissen zur Wuchsform von *C. sagittalis:*

1. Nur die Kotyledonarknospen und die Knospen der untersten Laubblätter wachsen zu Seitentrieben aus (Abb. 14.2). Genau dieser Vorgang kann im ersten Lebensjahr der Pflanze beobachtet werden.

2. Die Seitentriebe 1. Ordnung und der Hauptsproß verzweigen sich mesoton zu Innovationssprossen und setzen dadurch das Sproß-System fort. Durch das Absterben der obersten Seitentriebinternodien kommt eine sekundäre Akrotonie zustande (Abb. 14.3). Damit ist genau die Wuchsform von *Corylus avellana* erreicht.

3. Das Verzweigungssystem gibt die orthotrope Orientierung auf und breitet sich auf, mit seinen ältesten Teilen unter der Erdoberfläche aus (Abb. 13.1 und Abb. 14.4). Damit sind wir bei der Wuchsform von *C. sagittalis* angelangt (Abb. 13.1).

Der Flügelginster hat eine stark abgewandelte, spezielle Wuchsform. Aber auch hinter ihr läßt sich das „allgemeine Bild", der „Typus" Trolls, erkennen.

## B. Der einzelne geflügelte Sproß

Flügelbildungen kommen bei den Dikotyledonen in verschiedenen Familien vor. Außer bei den Papilionaceen sind sie auch bei den Compositen, den Umbelliferae u. a. bekannt. Wie läßt sich diese gestaltliche Besonderheit erklären? Handelt es sich bei den Flügeln um Neubildungen oder um Abwandlungen vorhandener Organe oder wenigstens Teilen davon?

### 1. Theorien zur Kanten- und Flügelbildung

W. Hofmeister (1863) vertrat als erster die Ansicht, der Sproß erhalte eine Berindung durch Blatt-Teile. In einem Referat über eine Arbeit von Sten-

zel sagt er: „Die Interfoliarstücke entwickelter Stängel, mögen sie auch nach späterer Vermehrung und Dehnung ihrer Zellen in Richtung und Länge noch so sehr gestreckt sein, noch so scharf von den Blättern gesondert erscheinen — sie bestehen gleichwohl bei der großen Masse der beblätterten Pflanzen in ihren äußeren Schichten aus Gewebe, die ursprünglich Theile der dicht gedrängten Blätter waren."

L. Čelakovský (1902) unterstützt diese Aussage, wenn er in seiner Arbeit „Die Berindung des Stengels durch die Blattbasen" schreibt: „Alle hier vorgeführten Pflanzen aus den verschiedensten Familien und Hauptabtheilungen des Pflanzenreichs beweisen die Richtigkeit der Hofmeisterschen Berindungslehre . . . Doch wird es noch weiterer Untersuchungen bedürfen, um festzustellen, ob nicht doch auch Fälle vorkommen, in denen kein Contact der jungen Blätter und auch keine Berindung der von Anfang an vorhandenen Stengelglieder stattfindet."

Daß tatsächlich solche Fälle vorkommen, wird von Troll (1937) etwa am Beispiel von *Mesembrianthemum stelligerum* aufgezeigt. Dieser Pflanze fehlt die Sproßberindung durch Blatteile gänzlich. Troll gibt folgende Definition der Berindung: „Wir haben also unter Berindung die Tatsache zu verstehen, daß die Basalteile der Blätter mehr oder minder weit mit der Sproßachse vereint aufzutreten pflegen."

Wie kommt die Sproßberindung zustande? Bekanntlich wölben sich in der Knospe die Blattprimordien schützend über den an der Sproßspitze liegenden Vegetationspunkt. Diese Aufwölbung hat zur Folge, daß oberhalb der Insertionsstelle der Übergang Sproß—Blatt krasser erfolgt als unterhalb, wo die Blatteile kontinuierlich in das Sproßgewebe überlaufen. Bei der anschließenden Internodienstreckung können auch diese basalen Teile der Blattanlage miteinbezogen werden, so daß sich die Blattbasis am ausgewachsenen Sproß als herablaufende Blattspur (Čelakovský, Troll) mehr oder weniger weit über das Internodium hinzieht. Bei genügend starker seitlicher Ausdehnung können die verschiedenen Blattspuren verschmelzen und um die Achse einen geschlossenen Mantel von Berindungsgewebe bilden.

Troll (1937) bringt die Flügelbildung mit der Berindung der Sproßachse durch die Blätter in Beziehung. Es können sich entweder die Mittelrippe oder die seitlichen Ränder der Blattspur oder beides als Kanten vom Sproß abheben. Verbreitern sich diese Kanten flächenhaft, entstehen die Flügel. Am häufigsten entwickeln sich nur die Seitenränder der Blattspur zu Flügeln, wie dies z. B. bei *Lathyrus latifolius* der Fall ist. Die Stipeln sind bei dieser Pflanze nicht in die Flügel einbezogen, sondern stehen frei. Anders verhält sich *Crotalaria stipularia*. Bei ihr laufen die Außenränder der Stipeln als Flügel bis zum nächstunteren Knoten herab.

Eine weitere Variante der Kanten- und Flügelbildung liegt nach Troll (1937) bei den Genisteen vor. Hier werden die Kanten nicht von den Rändern der herablaufenden Blattspur gebildet, sondern entsprechen in ihrer Lage den

beiden seitlichen der drei Blattspurstränge, welche vom Sproß aus in jedes Unterblatt abgezweigt werden.

### 2. Die Flügel von Cytisus sagittalis

Fig. 4 und 5 (Taf. 15) zeigen Querschnitte durch die noch gestauchten Internodien 2 und 3 einer Blattachselknospe von *Cytisus sagittalis*, wie sie sich im Herbst darbietet. Es ist offensichtlich, daß auch bei *C. sagittalis* eine Berindung der Sproßachse durch das Unterblatt erfolgt. In Fig. 4 erkennt man die beiden Vorblätter $\alpha$ und $\beta$. Das Unterblatt des Primärblattes P hat sich in seinem rechten Teil bereits vom Sproß abgelöst, im linken Teil steht die Abtrennung unmittelbar bevor. Drei Blattspurstränge treten vom Sproß aus in jede Blattbasis ein, der Mittelstrang M und die beiden Lateralstränge L. Wie man sich auf Grund der Abbildungen überzeugen kann, erfolgt die Abzweigung des Mittelstrangs erst kurz vor der Ablösung des Blattes vom Sproß. Da das Primärblatt in Fig. 4 gerade in dieser Zone getroffen ist, verläuft sein Mittelstrang Mp bereits in der Blattbasis. Die Mittelstränge des 1. und 2. Folgeblatts, M 1 und M 2, sind in diesem Internodium noch Bestandteil des im Entstehen begriffenen Zentralzylinders des Sprosses. Sie heben sich als stärker differenzierte, kräftigere Leitbündel von den übrigen Gefäßen ab. Auch fast über den ganzen folgenden Sproßabschnitt, der durch die Basis des 1. Folgeblattes (F 1) berindet wird, findet man M 1 im Zentralzylinder. Erst kurz vor der Insertionsstelle des 1. Folgeblattes (Fig. 5) tritt M 1 ins Unterblatt über. Anders verhalten sich die Lateralstränge. In Fig. 4 stellt man fest, daß nicht nur die beiden Lateralstränge des Primärblattes, Lp, sondern auch einer des 1. Folgeblattes, L 1, vom Zentralzylinder losgelöst verlaufen. Dasselbe Bild bietet sich auch im nächsthöheren Internodium dar (Fig. 5): Hier haben sich die beiden Lateralstränge des 1. Folgeblatts, L 1, und einer des 2. Folgeblatts, L 2, selbständig gemacht. Einer der beiden Lateralstränge der Blattbasis — in den Fig. 4 und 5 ist es der linke — zieht sich also immer über zwei, der andere nur über ein Internodium als selbständiges Leitbündel dahin. In den Fig. 4 und 5, und noch besser in den Fig. 10—17 (Taf. 17 und 18), kommt zum Ausdruck, daß die Flügel nicht nur in ihrer Lage den Lateralsträngen entsprechen, sondern daß sie von ihnen innerviert sind. So kommt es, daß sich, mit den Lateralsträngen, auch eine Flügelseite über zwei Internodien erstreckt, während sich die andere Seite nur über ein Internodium ausdehnt. Die Folge davon ist die für reproduktive Sprosse typische Dreiflügligkeit, wie sie in Abb. 2 dargestellt wurde. Bei disticher Blattstellung verlassen beide Lateralstränge beim gleichen Nodium den Zentralzylinder. Deshalb verlaufen beide Flügelseiten nur über ein Internodium, wodurch die für vegetative Sprosse charakteristische Zweiflügligkeit erreicht ist.

Noch klareren Aufschluß über die Homologie der Flügel geben die Fig. 9 und 10—17 (Taf. 16, 17, 18). Fig. 9 zeigt, wie sich der Flügel (Fl) in seinem

distalen Abschnitt mit dem zugehörigen Oberblatt vom Sproß löst. Die Blattspreite ist kurz gestielt. Sichtbar ist auch eine, von bloßem Auge nicht erkennbare, Stipel. Ihrer Kleinheit wegen sind die Nebenblätter von verschiedenen Forschern nicht beachtet worden. In Floren wird oft das Fehlen der Stipeln von *C. sagittalis* erwähnt, so etwa bei Gams in Hegi (1924, IV/3): „Laubblätter einzeln, ohne Nebenblätter . . ." F. Weberling (1958) definiert die Stipeln als „Anhänge des Blattgrundes, die durch ihre — wenigstens anfänglich — blattspitzenwärts gerichtete Orientierung und ihre proleptische Längenentwicklung ausgezeichnet sind". Die Blattprimordien von *C. sagittalis* lassen diese Merkmale erkennen. An der Stipelnatur der in Fig. 9 mit St bezeichneten Gebilde kann also nicht gezweifelt werden.

Troll (1937) behauptet, die Flügel von *C. sagittalis* würden auf der Unterseite der Stipeln beginnen, also genau so verlaufen, wie die Kanten von *Genista tinctoria* L. Durch einen Vergleich der Fig. 8 und 9 (Taf. 16) erkennt man leicht, daß dies nicht zutrifft. Vielmehr nehmen die Flügel von *C. sagittalis* ihren Anfang bei der Ansatzstelle des Oberblattes. Der Flügel verläuft genau gleich, wie die Kante von *Cytisanthus radiatus* Lang (Fig. 7, Taf. 16) und andern Pflanzen, die noch zum Vergleich herangezogen werden (vgl. Abb. 16). Auch bei *Cytisanthus radiatus* beginnen die Kanten nicht auf der Stipelunterseite, sondern bei der Ansatzstelle des Oberblattes.

Eine Schnittserie durch den in Fig. 9 (Taf. 16) gezeigten Sproßabschnitt des Flügelginsters macht deutlich, was sich im Innern des Sprosses abspielt.

Fig. 10 (Taf. 17) stellt einen Querschnitt durch den Blühsproß dar, kurz bevor sich das Unterblatt 1 vom Sproß trennt. Der Mittelstrang M 1 verläßt eben den Zentralzylinder des Sprosses. Äußerlich scheint die Einheit Sproß — Blatt noch vollkommen zu bestehen. Die Flügel 1 enthalten die Lateralstränge L 1 des Blattgrundes 1. In Flügel 2 liegt, auf dem Bild nicht sichtbar, einer der beiden Lateralstränge L 2 des folgenden Blattes 2. Der zweite Lateralstrang L 2 dieser Blattbasis ist daran, sich vom Zentralzylinder zu entfernen. Nach außen modelliert sich über diesem Leitbündel der zweite Flügel des Blattes 2 ab. Im gleichen Maße, wie dieser Lateralstrang vom Zentralzylinder wegstrebt, verbreitert sich der Flügel. Dieser Vorgang läßt sich in den Fig. 10—17 (Taf. 17, 18) leicht verfolgen. In Fig. 11—13 (Taf. 17) erleben wir, wie sich das Unterblatt 1 kontinuierlich vom Sproß löst. Dabei kommt deutlich zum Ausdruck, daß der Rand R des Blattgrundes mit der Achse in Kontakt ist. Die Flügel von *C. sagittalis* sind also nicht, wie dies bei anderen Pflanzen z. T. der Fall ist, dem Blattgrundrand homolog.

Die Leitbündel der Flügel sind in den Fig. 13 u. 14 (Taf. 17, 18) schräg getroffen. Woher mag dies rühren? Die Flügel sind in diesem obersten Teil des Internodiums sehr schmal geworden. Beide Lateralstränge nähern sich dem Mittelstrang und verlaufen daher mehr oder weniger parallel zur Schnittebene.

In einer wenig höhern Zone (Fig. 15, Taf. 18) haben sich die Lateralstränge mit dem Mittelstrang vereinigt, um so in den Blattstiel überzutreten.

Der rechte Flügel ist in seiner Breite stark reduziert. Vom linken Flügel dieser Blattbasis läßt sich nichts mehr wahrnehmen.

Schließlich zeigt Fig. 16 (Taf. 18) einen Querschnitt durch die Stelle, wo das Oberblatt ansetzt. Die Flügel sind völlig geschwunden. Als Anhänge des Unterblatts erkennt man die Stipeln St, welche die Ränder des Unterblatts nach oben fortsetzen.

In Fig. 17 (Taf. 18) sind, da das Oberblatt abgefallen ist, nur noch die Stipeln und die obersten Teile der Blattnarbe sichtbar. In den Stipeln von *C. sagittalis* sind, im Gegensatz zu jenen von *Genista tinctoria,* keinerlei Leitbündel und Festigungselemente vorhanden. Wohl damit im Zusammenhang steht das Fehlen von Kanten oder Flügeln auf der Stipelunterseite des Flügelginsters.

Ein Vergleich der Sproßquerschnitte von *C. sagittalis* mit Schnitten, die durch die entsprechende Sproßzone von *Genista tinctoria* und *Cytisanthus radiatus* geführt wurden, läßt erkennen, daß die Flügel unserer Pflanze, genau so wie die Kanten von *Genista tinctoria* (vgl. Abb. 15.1 und Fig. 18, Taf. 19) und *Cytisanthus radiatus,* mit den beiden Lateralsträngen des Unterblatts in enger Beziehung stehen.

Damit erweisen sich auch die sehr speziellen Gebilde, wie die Flügel von *C. sagittalis* sie darstellen, als Modifikationen einer verbreiteten Erscheinung: Der Berindung des Sprosses durch ein Unterblatt, das von drei Blattspursträngen durchzogen ist.

### 3. Die Sproßgestalt von C. sagittalis im Vergleich mit jener anderer Leguminosen

Im Hinblick auf die systematische Stellung von *C. sagittalis* erweist sich eine Untersuchung der Sproßgestalt von einigen Vertretern aus dem nächsten Verwandtschaftsbereich des Flügelginsters als wertvoll. Es soll festgestellt werden, auf welche Weise die Berindung des Sprosses durch Blattelemente in den Gattungen *Genista, Cytisus* und *Cytisanthus* erfolgt. Wir versuchen, auch diese Frage durch eine Betrachtung von außen und innen zu lösen.

Im obersten Abschnitt des Internodiums, also dort, wo sich das Blatt vom Sproß trennt, wurden bei verschiedenen Pflanzen der genannten Gattungen Sproßquerschnitte ausgeführt. Dabei fielen folgende Tatsachen auf:

1. Bei allen Pflanzen verläßt der Mittelstrang den Zentralzylinder erst kurz bevor sich das Blatt selbständig macht.

2. Bezüglich des Verlaufs der Lateralstränge können drei Gruppen unterschieden werden:

a) Beide Lateralstränge verlaufen längs des ganzen Internodiums als vom Zentralzylinder unabhängige Rindenbündel. Nach außen hin sind die Leitbündel durch sklerenchymatisches Gewebe geschützt (vgl. Abb. 15 und Fig. 18—20, Taf. 19). Als Beispiele können auf Grund der Untersuchungsergebnisse angeführt werden: *Genista tinctoria* L., *G. ovata* W. et K., *G. pilosa*

L. Aus Angaben VAN TIEGHEMS (1905) kann geschlossen werden, daß auch *Genista umbellata* L., *G. canariensis* L. und *G. prostrata* LAMARCK zu dieser Gruppe gehören.

b) Die Lateralstränge bleiben fast über das ganze Internodium hin wie der Mittelstrang mit dem Zentralzylinder vereinigt. Erst im distalen Teil innervieren sie als selbständige Bündel den sich vom Sproß ablösenden Blattgrund. Auch sie erfahren einen Schutz durch Festigungsgewebe. Angehörige dieser Gruppe sind *Cytisanthus radiatus* LANG und *Cytisanthus horridus* LAMARCK (vgl. Abb. 16).

c) Die Lateralstränge treten nie als selbständige Rindenbündel hervor. Nur der Mittelstrang verläßt im obersten Teil des Internodiums den Zentralzylinder und tritt ins Oberblatt über. Lagemäßig den Sklerenchymbogen außen an den selbständigen Rindenbündeln der Gruppen a) und b) entsprechend, werden auch hier in der Rinde schmale Stränge von Festigungsgewebe gebildet (vgl. Abb. 15 und Fig. 18—20). Zu dieser Gruppe gehören *Cytisus sessilifolius*

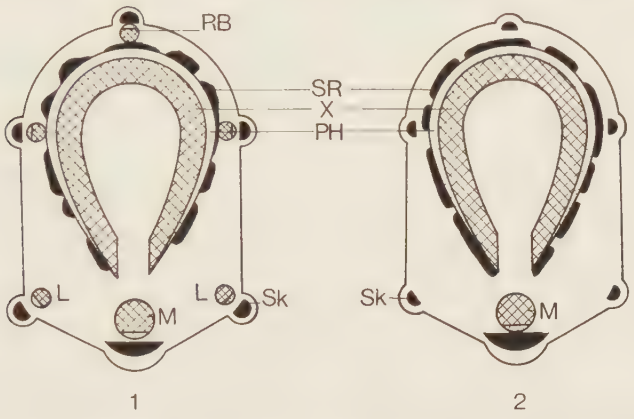



Abb. 15. Querschnitte durch die Übergangszone Sproß—Blatt. 1 *Genista*-Typ, 2 *Cytisus*-Typ, L Lateralstränge des Blattes, M Mittelstrang des Blattes, PH Phloem, RB Rindenbündel, Sk Sklerenchymstrang, SR Sklerenchymring, X Xylem.

L., *C. nigricans* L., *C. hirsutus* L., *C. purpureus* SCOP., *Genista germanica* L., *G. silvestris* SCOP., *G. decumbens* WILLD., *G. purgans* L. Die Stränge von Festigungsgewebe können auch fehlen, wie dies z. B. für *Cytisus supinus* L. zutrifft.

Äußerlich wirkt sich das Vorhandensein selbständiger Leitbündel oder Faserstränge dahin aus, daß sich über diesen Geweben K a n t e n abheben. Bei den untersuchten Vertretern der Gattung *Cytisus* ist die Kantenbildung schwach, oft unterbleibt sie sogar. Die geprüften *Genisteen* und Angehörigen der Gattung *Cytisanthus* hingegen zeichnen sich durch ausgeprägte Kantenbildung aus. Im allgemeinen sind die Kanten, welche in ihrer Lage den Lateralsträngen entsprechen, stärker ausgebildet, als jene über den Mittelsträngen.

Bei *Genista germanica* und *G. silvestris* verläuft die kräftige Kante nur über dem Mittelstrang.

Die Berindung des Sprosses durch das Unterblatt erfolgt innerhalb der drei Gattungen auf verschiedene Weise. Die Folge davon sind die unterschiedlichen Sproßgestalten, wie sie in Abb. 16 schematisch dargestellt sind. In dieser Abb. wird versucht, mögliche gestaltliche Zusammenhänge aufzuzeigen. Die Pfeile wollen rein morphologische Progressionsreihen andeuten.

Als „Grundtypus" könnte etwa ein gestieltes, unpaarig gefiedertes Blatt, von der Art des in Abb. 16 gezeichneten, gelten. Das Unterblatt ist frei und weist zwei ansehnliche Stipeln auf. Es wird von einem Mittelstrang und zwei Lateralsträngen durchzogen. Von den Lateralsträngen aus zweigen Leitbündel in die Nebenblätter ab. Diesen Verhältnissen entsprechen im wesentlichen die Blätter mehrerer Rosaceen, wie jene von *Potentilla thuringiaca, Fragaria, Rubus, Filipendula ulmaria* oder der Mehrzahl der Leguminosen (z. B. *Astragalus aristatus*). Die Dreizahl der Blattspurstränge ist nach M. Ph. van Tieghem (1905) die Regel bei den Leguminosen.

Von diesem „Grundtypus" aus ließen sich drei morphologische Reihen bilden, welche die Gattungen *Cytisanthus, Genista* und *Cytisus* umfassen. Allen drei Gattungen ist gemeinsam, daß ihre Unterblätter als herablaufende Blattspuren, welche die Sproßachse berinden, ausgebildet sind. In Abb. 16 sind jene Blatteile, welche mit dem Sproß verbunden sind, durch gestrichelte Linien gekennzeichnet. Wenn, im Zusammenhang mit der Stipelreduktion, die Stipularbündel bis auf eines wegfallen und sich über diesem auf der Stipelunterseite eine Kante bildet, die sich nachher mit jener über dem Lateralstrang vereinigt, so ergibt sich die Sproßgestalt von *Genista tinctoria* und *G. ovata* (vgl. Fig. 8, Taf. 16). Reduktion der Fiederzahl bis auf die Endfieder und Unterdrückung des Blattstiels führen zum Oberblatt dieser beiden Genisteen. Schreitet die Reduktion weiter, werden die Stipeln noch stärker zurückgebildet, so fällt das letzte Stipelbündel und damit auch die Stipelkante weg. Jetzt entsprechen die Verhältnisse jenen von *G. pilosa*. Auch bei den basalen Blättern der jüngsten Triebe von *G. tinctoria* fehlt die Stipelkante. Wenn sich die beiden Lateralstränge nicht vom Zentralzylinder lösen, ergibt sich die Situation von *G. decumbens* und *G. purgans*. Die Kantenbildung erfolgt bei diesen zwei Arten nur über den Sklerenchymsträngen. Unterbleibt sowohl die Ausbildung der Nebenblätter als auch der Seitenkanten, so ist der Zustand von *G. germanica* und *G. silvestris* erreicht. Die Kanten, welche am Sproß dieser Pflanzen auftreten, werden nur über den Mittelsträngen der Blattbasen gebildet.

Die Entstehung der Sproßgestalt der Gattung *Cytisanthus* könnte man sich durch folgende Änderungen am „Grundtypus" vorstellen: Die Lateralstränge lösen sich, wie der Mittelstrang, erst am oberen Ende des Internodiums vom Zentralzylinder. In Verein mit der Stipelreduktion fallen die Stipularnerven aus. Wie bei *Genista pilosa* bilden sich in der Folge die Kanten nur über

den Lateralsträngen bzw. in den unteren Regionen des Internodiums, über den seitlichen Sklerenchymsträngen. Die Kante nimmt daher bei der Ansatzstelle des Oberblattes ihren Anfang und nicht auf der Stipelunterseite, wie bei *Genista tinctoria* (vgl. Fig. 8). Die Oberblattgestalt wird erzielt, wenn beim Grundtypus der Stiel unterdrückt und die Spreite auf die drei endständigen Fiedern reduziert wird.

Ein dritter Weg ließe sich denken, der zu den Verhältnissen der Gattung *Cytisus* führt: Die Stipelbildung unterbleibt. Nur der Mittelstrang verläßt den Zentralzylinder im obersten Teil des Internodiums und setzt sich im gestielten, dreizähligen Oberblatt fort (vgl. Abb. 15.2). Bei *C. sessilifolius* L. macht sich eine Tendenz bemerkbar, den Blattstiel zu reduzieren, indem neben den gestielten auch sitzende Oberblätter vorkommen. Kanten werden oft keine gebildet, oder sie treten höchstens als kleine Erhebungen über den in der Rinde verlaufenden Sklerenchymsträngen hervor.

Alle Vertreter der Gattung *Cytisus* zeichnen sich durch das Fehlen der selbständigen Rindenbündel (Lateralstränge des Unterblattes) aus (vgl. Abb. 15.2 und Fig. 19, Taf. 19). Oft werden, lagemäßig den Sklerenchymbogen außerhalb der Lagerstränge von Genista- und Cytisanthusarten entsprechend, Stränge von Festigungsgewebe gebildet.

In der Gattung *Genista* ist die Innervation des den Sproß berindenden Unterblattes nicht so einheitlich. Das Vorhandensein selbständiger Leitbündel in der Rinde (Abb. 15.1 und Fig. 18, Taf. 19), welche nach außen durch Sklerenchymstränge geschützt werden, darf wohl als für die Gattung charakteristisch bezeichnet werden. Die Sproßgestalt von *G. decumbens*, *G. purgans*, *G. germanica*, *G. silvestris* — welche im wesentlichen jener der Gattung *Cytisus* entspricht (vgl. Abb. 16) — könnte, falls diese Arten tatsächlich der Gattung *Genista* angehören (vgl. S. 509), als Modifikationen des *Genista*-Typs, wie er durch *G. tinctoria*, *G. ovata*, *G. pilosa*, *G. umbellata*, *G. canariensis*, *G. prostrata* und wahrscheinlich noch anderen Arten vertreten ist, angesehen werden. Damit wären innerhalb der Gattung *Genista* die Reduktionsschritte sichtbar, welche möglicherweise vom „Grundtypus", wie er bei den phylogenetisch älteren Rosaceen häufig ist, zum typischen Sproßbau der Gattung *Cytisus* geführt haben.

Welcher der drei morphologischen Progressionsreihen (Abb. 16) läßt sich die Sproßgestalt des Flügelginsters anschließen? Wie wir im vorigen Kapitel zeigten (vgl. Fig. 10—17, Taf. 17, 18), weist auch dieser Sproß selbständige Rindenbündel (Lateralstränge des Unterblattes) auf, welche nach außen einen Schutz durch Sklerenchymstränge erfahren (vgl. Fig. 20). Der Sproß stimmt also in seinem Bau mit den Verhältnissen des *Genista*-Typs (Abb. 15.1) überein. Er unterscheidet sich gänzlich vom *Cytisus*-(Abb. 15.2) und, etwas weniger, vom *Cytisanthus*-Typ. Beim Flügelginster sind, genau gleich wie bei *Genista pilosa*, die Stipeln nicht innerviert. Die Flügel, bzw. Kanten, nehmen bei beiden Spezies nicht auf der Stipelunterseite (wie

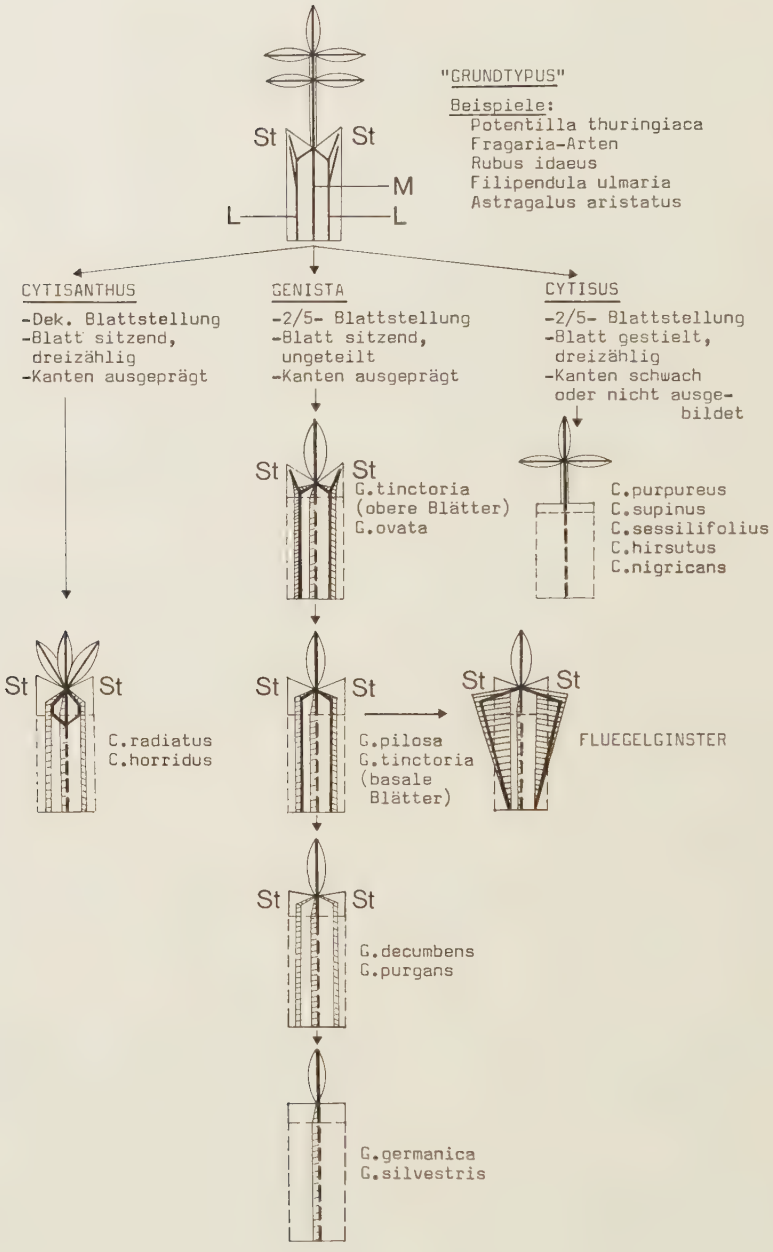

"GRUNDTYPUS"
Beispiele:
Potentilla thuringiaca
Fragaria-Arten
Rubus idaeus
Filipendula ulmaria
Astragalus aristatus
St
St
M
L
L
CYTISANTHUS
-Dek. Blattstellung
-Blatt sitzend, dreizählig
-Kanten ausgeprägt
GENISTA
-2/5- Blattstellung
-Blatt sitzend, ungeteilt
-Kanten ausgeprägt
CYTISUS
-2/5- Blattstellung
-Blatt gestielt, dreizählig
-Kanten schwach oder nicht ausgebildet
G.tinctoria (obere Blätter)
G.ovata
C.purpureus
C.supinus
C.sessilifolius
C.hirsutus
C.nigricans
C.radiatus
C.horridus
G.pilosa
G.tinctoria (basale Blätter)
FLUEGELGINSTER
G.decumbens
G.purgans
G.germanica
G.silvestris

Abb. 16.

z. B. bei *Genista tinctoria*) ihren Anfang, sondern bei der Ansatzstelle des Oberblattes (vgl. Fig. 7—9, Taf. 16). Die Sproßgestalt des Flügelginsters läßt sich also — selbstverständlich rein morphologisch — leicht aus jener von *Genista pilosa* ableiten: Denkt man sich die beiden Lateralstränge von *G. pilosa* samt dem darüberliegenden Festigungsgewebe und Parenchym nach außen gezogen, erhält man die Flügel des Flügelginsters. Das in Fig. 20 (Taf. 19) sichtbare äußerste Flügelbündel L ist also einem Lateralgefäß des Unterblatts von *Genista pilosa*, *G. tinctoria* (vgl. Fig. 18, Taf. 19) und anderer *Genista*-Arten, oder einem Lateralgefäß verschiedener Leguminosen und Rosaceen (vgl. Abb. 16) homolog.

Die Bildung der Flügel macht auch eine Innervation dieser photosynthetisch aktiven Gewebe erforderlich. Eine solche kommt dadurch zustande, daß vom Zentralzylinder des Sprosses aus schwächere Gefäßbündel in die Flügel abgezweigt werden. In den Fig. 16 (Taf. 18) und 20 (Taf. 19) ist ein solches Bündel, das wir mit dem Begriff s e k u n d ä r e s F l ü g e l b ü n d e l (FB 2) belegen wollen, sichtbar. Da solche Leitelemente in den dem Flügelginster nahestehenden Gattungen nirgends vorkommen, muß es sich bei den sekundären Flügelbündeln um Neubildungen handeln.

### 4. Systematischer Ausblick

Die systematische Stellung des Flügelginsters ist bis heute nicht völlig geklärt. Linné reiht ihn bei der Gattung *Genista*, W. D. Koch (1838) bei der Gattung *Cytisus* ein. Gams in Hegi (1924) trennt ihn als eigene Gattung *Genistella* ab. Nach Angaben von Gams in Hegi vereinigt ihn Alefeld mit *Cytisanthus radiatus* zur Gattung *Salzwedelia*.

Diese Unterschiede kommen von der Schwierigkeit her, auf Grund der Blüten- und Samenmerkmale die Gattungen *Genista* und *Cytisus* scharf gegeneinander abzugrenzen. Finden nur die Merkmale von Blüten und Früchten Beachtung, so kann die Frage nach der systematischen Stellung des Flügelginsters offenbar nicht gelöst werden.

F. Buxbaum (1950) verlangt im Vorwort zu „Grundlagen und Methoden einer Erneuerung der Systematik der höheren Pflanzen" folgendes: „Systematik

---

Abb. 16. Morphologische Progressionsreihen der Unterblattgestalt bei den Genistoideen. Die Sproßgestalt der Gattungen *Cytisanthus*, *Genista* und *Cytisus* läßt sich morphologisch aus einem „Grundtypus" ableiten. Der „Grundtypus" zeichnet sich dadurch aus, daß das Unterblatt frei ist und von drei Blattspursträngen, dem Mittelstrang M und den beiden Lateralsträngen L, durchzogen wird. Bei den drei erwähnten Gattungen hingegen sind die Unterblätter mit dem Sproß vereinigt und bilden einen Berindungsmantel. Über den Blattspursträngen heben sich Kanten ab, die sich beim Flügelginster flächenartig verbreitern und zu Flügeln werden.
——— selbständige Blattspurstränge, ——— Blattspurstränge verlaufen im Zentralzylinder des Sprosses, ——— freier Teil des Unterblatts, ——— mit dem Sproß vereinigter Teil des Unterblatts, „schraffiert" Kanten bzw. Flügel, St Stipel, Mittelstrang des Unterblattes, L Lateralstränge des Unterblattes.

im heutigen, hier geforderten Sinne, muß eine im wahrsten Sinne des Wortes ‚allgemeine Botanik' sein, die Königin der botanischen Spezialgebiete." Nach dem gleichen Autor „kommt der morphologischen Analyse gerade bei der Erneuerung der Systematik das überragende Primat über alle anderen als Hilfswissenschaften herangezogenen Disziplinen zu". Die Notwendigkeit, in der Systematik auch vegetative Merkmale heranzuziehen, wird auch von anderen Forschern, u. a. von VAN TIEGHEM (1905), HASSELBERG (1937), WEBERLING (1958) betont. Letzterer ist mit BUXBAUM der Ansicht, Merkmale, deren Ausbildung in einem früheren Zeitpunkt der Ontogenie eines Organs stattfinde, verhielten sich in ihrem Auftreten relativ konstanter als solche, die erst später angelegt würden. Deshalb sind sie für systematische Gruppenbildungen höher zu werten als die anderen. Besondere Beachtung müssen nach WEBERLING (1958) demzufolge die Stipeln finden.

Auch Merkmale der inneren Organisation können nach BUXBAUM (1951) für die Systematik bedeutungsvoll sein. Ein solches inneres Merkmal stellt in gewissen Fällen der Verlauf der Blattspurstränge im Unterblatt dar. Meines Erachtens ist dieses Merkmal als wichtiger Faktor bei der Klärung der systematischen Stellung des Flügelginsters zu betrachten.

Die nahe verwandten Gattungen *Cytisus* und *Genista* unterscheiden sich in zwei Blüten- und Samenmerkmalen. Für *Cytisus* ist nach W. D. KOCH (1838) die „auswärts abschüssige", für *Genista* die „einwärts abschüssige" Narbe typisch. Die Samen der Gattung *Cytisus* sind nach TAUBERT (1893) und BRIQUET (1894) mit einem Nabelwulst versehen, während bei den *Genista*-Arten diese Eigenschaft fehlt.

Die Narben des Flügelginsters und von *Cytisanthus radiatus* sind „auswärts abschüssig". Auf Grund dieses Narbenbaus stellten KOCH und MERTENS beide Arten zur Gattung *Cytisus*. Den Samen beider Arten fehlt aber der für *Cytisus* charakteristische Nabelwulst. Da die Samen in diesem Merkmal jenen der Gattung *Genista* entsprechen, wurde der Flügelginster von LINNÉ, *Cytisanthus radiatus* von BRIQUET und TAUBERT der Gattung *Genista* zugeordnet. Auch wenn zwischen den beiden Arten wegen der gleichen Blüten- und Samenverhältnisse eine gewisse Querverbindung besteht, muß eine Zusammenfassung der beiden Spezies zur Gattung *Salzwedelia*, wie sie nach GAMS in HEGI ALEFELD vornahm, abgelehnt werden. Die vegetativen Merkmale sind meines Erachtens für eine Vereinigung zu verschieden. So stehen die Blätter bei der Gattung *Cytisanthus* dekussiert, beim Flügelginster in 2/5-Stellung. Bei *Cytisanthus* verlassen die lateralen Blattspurstränge erst im obersten Teil des Internodiums den Zentralzylinder (vgl. Abb. 16), während sie beim Flügelginster über ein oder zwei Internodien als selbständige Rindenbündel verlaufen.

Mit der Gattung *Cytisus* hat der Flügelginster den Bau der Narbe gemeinsam. Ihm fehlt aber der für *Cytisus* typische Nabelwulst des Samens. Auch in bezug auf den inneren Bau des Sprosses unterscheidet er sich völlig vom *Cytisus*-Typ (vgl. Abb. 15.2, Fig. 19 und 20, Taf. 19). Der Flügelginster, der

kräftige, selbständige Leitbündel in den Flügeln aufweist — wobei gezeigt wurde, daß diese Gefäße nichts anderes sind, als die Lateralstränge des Unterblattes —, kann meines Erachtens hauptsächlich auf Grund dieses Merkmals nicht der Gattung *Cytisus*, welcher die Lateralstränge durchwegs fehlen, zugeordnet werden.

Wie aus Abb. 16 hervorgeht, verhält sich die Gattung *Genista* hinsichtlich der Innervation des Unterblattes wenig einheitlich. Die großen Unterschiede im inneren Sproßbau sowie das teilweise Fehlen der nach Weberling (1958) für die systematische Einteilung wichtigen Stipeln, lassen leise Zweifel über die Zugehörigkeit gewisser Arten zu dieser Gattung aufkommen.

Der Flügelginster entspricht der Gattung *Genista* im Samenbau (Fehlen des Nabelwulstes). Er stimmt auch im anatomischen Bau des Sprosses — in diesem Fall ein wichtiges Merkmal — mit dem *Genista*-Typ (vgl. Abb. 15.1, Fig. 18 und 20, Taf. 19) überein. Sein Oberblatt ist genau gleich gestaltet wie jenes der *Genista*-Arten. Alle diese Fakten sprechen sehr für die Zuweisung des Flügelginsters zur Gattung *Genista*.

Andererseits unterscheidet er sich durch seine „auswärts abschüssige" Narbe von dieser Gattung. Ferner haben die vegetativen Verhältnisse des Flügelginsters durch die Flügelbildung gegenüber den *Genista*-Arten eine Steigerung erfahren. Damit im Zusammenhang steht die Neuerwerbung der sekundären Rindengefäße, eines weiteren Merkmals, in welchem der Flügelginster nicht mit *Genista* übereinstimmt.

Ich möchte vorschlagen, der Flügelginster sei auf Grund dieser Unterschiede — auch wenn er *Genista* sehr nahe steht — mit Gams als eigene Gattung oder Untergattung, *Genistella* Moench, abzutrennen.

## III. Schlußbetrachtung

Wer den Flügelginster kennt, ist erstaunt über die außerordentliche Anpassungsfähigkeit dieser Pflanze an ganz verschiedene Boden- und Klimaverhältnisse. Nach Issler (1942) lebt er im Flaumeichengebiet der trockenen Rheinebene mit *Potentilla alba* und *Teucrium chamaedrys* im Xerobrometo-Agrostidetum albae (pH-Wert 6,4), auf kompaktem Kalkstein der Vorhügel, wo die pH-Werte über 7 steigen, mit *Hippocrepis comosa* u. a. Kalkpflanzen, auf Silikatgestein der mittleren Bergstufe in Böden mit einem durchschnittlichen Säuregrad von 6, in der oberen Höhenstufe mit Borstgras und Vaccinien bei pH 5. Issler (1942) gibt an, daß der Flügelginster seine idealen Lebensbedingungen in der Bergheide zwischen 500 und 1000 m finde und seine Höhengrenze auf dem Gipfel des Großen Belchens bei 1400 m liege.

Diese Anpassungsfähigkeit hat der Flügelginster meines Erachtens zu einem guten Teil seiner interessanten Wuchsform zu verdanken. Zweifellos schützen die in dichtem Gewirr auf der Erde liegenden Sprosse den Boden vor allzu rascher Austrocknung. Mit Hilfe der langen Hauptwurzel ist es der Pflanze möglich, das Wasser auch in tieferen Zonen des Erdreichs zu erreichen. Die

sproßbürtigen Wurzeln, welche jeweils am Ende der Vegetationsperiode an der Basis der aufrechten Sprosse entstehen, erlauben der Pflanze, dem Boden auf großer Fläche Wasser zu entziehen. Die Laubblätter sind klein und fallen frühzeitig ab, so daß die Wasserverdunstung eingeschränkt ist. Dafür sind die Sprosse mit ihren grünen Flügeln in der Lage, zu assimilieren. Mit dieser Wuchsform ist der Flügelginster bestens dazu geeignet, trockene und stark besonnte Standorte, wie die Bergweiden und Flühe sie darstellen, zu besiedeln. Auch in oberen Höhenstufen vermag sich unsere Pflanze zu halten. Es ist wohl denkbar, daß sie auf Grund der auf und unter der Erdoberfläche liegenden Sprosse die Bodenwärme maximal ausnützen und auch dem Wind trotzen kann.

Biologisch gesehen erweist sich die Wuchsform des Flügelginsters also als sehr sinnvoll. Diese zweckmäßige Gestalt ist jedoch nicht etwa die Folge der Anpassung an verschiedene Umweltsfaktoren, sondern der Sachverhalt ist gerade umgekehrt: Die Pflanze erhält ihre für sie typische Gestalt auf Grund der ihr innewohnenden, genetisch fixierten Gesetzmäßigkeiten. Es gibt gewisse Standorte, wo diese Art von Organisation besonders vorteilhaft ist. Hier breitet sich die Pflanze aus. Sie w i r d nicht, sondern sie „i s t angepaßt" (Troll 1937). In der vorliegenden Arbeit wurde eine Wuchsformanalyse bei Pflanzen verschiedener Herkunft vorgenommen. Es ist deutlich geworden, daß die von einer aargauischen Jurafluh und die von einem Wegrand des Elsässer Juras stammenden Exemplare in ihrer Wuchsform mit jenen, die auf Silikatunterlage, an einem Waldrand oberhalb Säckingen, auf einer Weide des Schwarzwaldes wachsen, völlig übereinstimmen. Die verschiedenen Standorte, mit den unterschiedlichen ökologischen Bedingungen, wirken sich lediglich in der Anzahl der Sproßinternodien und in der Stärke der Hauptsproßbereicherung aus (vgl. Tabelle 2 und 3). Pflanzen, die im Botanischen Garten Basel unter besten ökologischen Bedingungen aus Samen verschiedenster Herkunft gezogen wurden, zeigen genau dieselbe Organisation wie die Freilandpflanzen. Damit dürfte die genotypische Fixierung der Wuchsform des Flügelginsters erwiesen sein. Auch für diese Pflanze trifft also zu, was Goebel (1924) als allgemein gültig folgendermaßen formulierte: „Die Natur nimmt das Gute, wo sie es findet" oder, „Es geht so, aber es ginge auch anders . . . Es wird eine Eigenschaft ausgenutzt, ohne daß sie zu diesem Ziel und Zwecke ausgebildet worden wäre. Wenn man aber das Zustandekommen nicht kennt oder nicht beachtet, sieht es so aus, als ob der Vorgang ein zielstrebiger sei." Die Tatsache, daß neben der Wuchsform des Flügelginsters andersartige Wuchsformen existieren, die ebenfalls ein Gedeihen an extremen Standorten ermöglichen, wie z. B. jene der Spaliersträucher, der Polsterpflanzen, der ausläuferbildenden Sträucher u. a., beweist die Richtigkeit der vorhin zitierten Aussage Goebels.

Die Wuchsform des Flügelginsters zeigt sehr schön die Ganzheit der pflanzlichen Form, sowohl in der Ontogenie als auch in der reifen Gestalt: Äußere und innere Metamorphose des Sprosses verlaufen koordiniert. Mit dem Übergang der Sprosse von der orthotropen in die plagiotrope Lage ändern sich

sowohl die Verhältnisse der longitudinalen als auch der lateralen Symmetrie. Die Basitonie der Synfloreszenzen wird bei den Legtrieben durch eine Mesotonie (sekundäre Akrotonie) abgelöst. An Stelle der radiären Symmetrie bei den Synfloreszenzästen tritt Dorsiventralität, wenn sich diese in Legtriebe verwandeln. Die Kanten der Genisteen entsprechen in ihrer Lage den Blattspursträngen des Unterblattes. Denkt man sich die beiden Lateralstränge nach außen gezogen, ergeben sich die Flügel unserer Pflanze.

Gams in Hegi (1924, IV/3) bezeichnet den Bau der Blüten und Samen des Flügelginsters als primitiv und schlägt deshalb vor, die Pflanze den Genisteen voranzustellen. Andererseits ist aber die Blatt- und Sproßgestalt des Flügelginsters sehr abgeleitet. Besonders das Unterblatt hat im Vergleich zum zweifellos älteren „Grundtypus", wie er bei den Rosaceen häufig vorkommt (vgl. Abb. 16), eine starke Abwandlung erfahren. Der Flügelginster ist ein Beispiel dafür, daß sich Progressionen innerhalb verschiedener Organkomplexe ein und derselben Spezies unabhängig voneinander abspielen können. Die Fragwürdigkeit der systematischen Einteilung allein auf Grund von Blüten- und Samenmerkmalen wird durch diese Erscheinung deutlich zum Ausdruck gebracht.

Mag die Wuchsform des Flügelginsters bei oberflächlicher Betrachtung noch so spezialisiert erscheinen, eine genaue Untersuchung der Gestaltungsverhältnisse läßt auch hinter ihr eine höhere Einheit, den „Typus" Trolls, die „Urpflanze" Goethes erkennen.

## IV. Zusammenfassung

1. In der vorliegenden Arbeit wird die Wuchsform des Flügelginsters analysiert. Die Grundlage bildet das Studium der Entwicklungsgeschichte und der Symmetrieverhältnisse.

2. Bei Pflanzen verschiedener Populationen ist die Organisation genau die gleiche. Dies beweist, daß die herausgearbeitete Wuchsform eine Folge innerer Gesetzmäßigkeiten ist und durch ökologische Einflüsse nur wenig verändert wird.

3. Die verzweigten, orthotropen Hauptsprosse können als Synfloreszenzen aufgefaßt werden.

4. Gegen das Ende der Vegetationsperiode entwickeln sich an der Basis der aufrechten Triebe sproßbürtige Wurzeln, die im Laufe der Jahre beträchtliche Ausmaße erreichen können. Zusammen mit der kräftigen Hauptwurzel verankern sie das Sproß-System im Boden und ermöglichen der Pflanze eine maximale Wasseraufnahme.

5. Wegen des frühzeitigen Verlusts der kleinen Laubblätter wird die Wasserverdunstung eingeschränkt. Die Assimilationstätigkeit wird mit Hilfe der grünen Sproßflügel aufrecht erhalten.

6. Der Sproß erfährt eine Berindung durch die Basis der Blätter. Die äußersten Flügelbündel entsprechen den seitlichen Blattspursträngen des Un-

terblatts verschiedener Blätter. Die Flügel sind Teilen der Unterseite des Blattgrundes homolog.

7. Die Gesamtgestalt des Flügelginsters bildet eine eigenartige Sonderform unter den Zwergsträuchern, die besonders dadurch ausgezeichnet ist, daß die Hauptsprosse und Parakladien ihrer Synfloreszenzen sich bei der Weiterentwicklung in unterirdisch verlaufende Legtriebe umwandeln. Für die Wuchsform des Flügelginsters wird der Begriff Legtriebstrauch eingeführt.

8. Der Legtrieb wird definiert als Sproß, welcher der Pflanze zur vegetativen Ausbreitung dient. Er wächst zunächst in orthotroper Richtung, trägt Laubblätter und eventuell Infloreszenzen und legt sich dann zu Boden. Aus seinen Blattachsen bilden sich wiederum aufrechte Triebe, welche das Sproß-System fortsetzen.

9. Es wird versucht, einen Beitrag zur Klärung der Frage nach der Gattungszugehörigkeit zu leisten. Nebst den Blüten- und Sameneigenschaften werden auch vegetative Merkmale herangezogen. Es kommt zum Ausdruck, daß innerhalb der Gattung *Cytisus* keine selbständigen Rindenbündel auftreten, während solche bei vielen Genisteen vorhanden sind. Dieses wichtige innere Merkmal spricht gegen eine Zuordnung des Flügelginsters zur Gattung *Cytisus*. Er gehört entweder zu *Genista* oder muß, wie hier vorgeschlagen, als eigene Gattung abgetrennt werden: *Genistella*.

10. Es wird gezeigt, daß auch bei der stark spezialisierten Wuchsform des Flügelginsters der „Typus" durchscheint.

11. In der ganzen Arbeit wurde angestrebt, die Probleme anatomisch und morphologisch zu lösen.

## Summary

1. In this paper the growth pattern and life form of the "Winged Furze" (*Cytisus sagittalis*) is analysed on the base of development and symmetry relations.

2. In plants of different populations the organisation is exactly the same. This proves that the growth pattern as worked out here is the result of an internal rule and becomes influenced only moderately by environmental factors.

3. The branched orthotropous main shoots may be interpreted as "synflorescences".

4. Towards the end of the growing season, adventitious roots develop at the base of the erect shoots and may, by the time, attain a considerable size. Together with the strong main root they anchor the shoot system in the ground and allow the plant to absorb a maximum of water.

5. Because of the early loss of the small leaves, transpiration is restricted. Assimilation is maintained by the green shoot wings.

6. The leaf bases form a cortex around the shoot. The outermost vascular bundles of the wings correspond to the lateral leaf bundles in the leaf bases

of several leaves. The wings are homologous to parts of the lower surface of the leaf base.

7. The shape of the winged furze as a whole represents a peculiar special form among dwarf shrubs. It is characterised particularly by the fact, that in further development, the vertical main shoots and the paraclades become transformed into subterraneous horizontal shoots ("Legtriebe"). The term "Legtrieb-Strauch" is introduced for the life form of the winged furze.

8. The "Legtrieb" is described as a shoot which serves the plant as a means for vegetative propagation. It grows at first in an orthotropous direction, bears leaves and eventually inflorescences, and afterwards lies down on the ground. Fromout the leaf axils there form new erect shoots continuing the shoot system.

9. A contribution is attempted to establish the generic status of the species. Besides its flower and seed characters vegetative ones are taken into consideration as well. It may be said that no cortical vascular bundles exist within the genus *Cytisus*, whereas they are present in many Genisteae. This important anatomical character argues against classifying our species into the genus *Cytisus*. It belongs either to *Genista* or, as here suggested, must be separated as an own genus: *Genistella*.

10. It is demonstrated that even in the highly specialised growth pattern of our species the morphological type is shining through.

11. In the whole paper it is tried to solve the problems in a morphological and anatomical way.

Die vorliegende Arbeit wurde im Botanischen Institut der Universität Basel auf Anregung und unter Leitung von Herrn Prof. Dr. H. Zoller ausgeführt. Meinem hochverehrten Lehrer schulde ich für seine unzähligen Hinweise und Ratschläge sowie für das stete Interesse, das er meiner Arbeit bekundete, tiefen Dank. Zu aufrichtigem Dank verpflichtet bin ich auch dem Vorsteher der Botanischen Anstalt, Herrn Prof. Dr. M. Geiger-Huber. Mein Dank gilt ferner Fräulein M. Grieb von der Anatomischen Anstalt, welche mich in die Mikrotomtechnik einführte, und Herrn Dättwiler, Gärtner am Botanischen Garten, welcher mir durch die Aufzucht der Jungpflanzen und die Beschaffung von Material behilflich war.

## Literaturverzeichnis

Braun-Blanquet, J.: Pflanzensoziologie. — Berlin 1964.

Briquet, J.: Etudes sur les Cytises des Alpes maritimes. S. 118. — Genf 1894.

Buxbaum, F.: Grundlagen und Methoden einer Erneuerung der Systematik der höheren Pflanzen. — Wien 1951.

Čelakovský, L. I.: Die Berindung des Stengels durch die Blattbasen. — Flora **90**, 463, 1902.

Eames, A. I., & Mac Daniels, L. H.: Introduction to Plant Anatomy. — New York-London 1947.

Esau, K.: Plant Anatomy. — New York-London 1953.

Goebel, K.: Organographie der Pflanzen. 3. Aufl., 1. bis 3. Teil. — Jena 1928—1933.

Groom, P.: Longitudinal Symmetry in Phanerogamia. — Phil. Transact. Roy. Soc. London 1908.

Guttenberg, H. v.: Pflanzenanatomie. — WTB Bd. 32, Berlin 1966.
Hasselberg, G. B. E.: Zur Morphologie des vegetativen Sprosses der Loganiaceen. — Diss. Uppsala 1937.
Hegi: Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Bd. IV/3. — München 1924.
Hofmeister, W.: Besprechung einer Untersuchung von Karl G. Stenzel über Bau und Wachstum der Farne. Flora S. 173, 1863.
Huber, B.: Grundzüge der Pflanzenanatomie. — Berlin 1961.
Jensen, W. A.: Botanical Histochemistry. San Francisco-London 1962.
Johansen, D. A.: Plant Microtechnique. New York-London 1940.
Issler, E.: Vegetationskunde der Vogesen. — Jena 1942.
Koch, W. D. J.: Synopsis der Deutschen und Schweizer Flora. — Frankfurt a. Main 1838.
Mörchen, G.: Wuchsformen heimischer Rubiaceen. — Hercynia **2**, H. 4, 1965.
Oberdorfer, E.: Süddeutsche Pflanzengesellschaften. — Jena 1957.
Rauh, Werner: Beiträge zur Morphologie und Biologie der Holzgewächse. — Nova acta Leopold. **5**, 290, Halle 1937.
— Über polsterförmigen Wuchs. — Nova acta Leopold. **7**, 268, Halle 1939.
Raunkiaer, C.: Types biologiques pour la Géographie botanique. — Oversigt over det Danske Videnskabernes Selskabs Forhandlinger, S. 347, 1905.
Sass, J. E.: Elements of botanical microtechnique. — New York-London 1940.
Schinz, H., & Keller, R.: Flora der Schweiz, 4. Aufl. — Zürich 1923.
Taubert, P. in Engler: Natürliche Pflanzenfamilien, III. Teil, Abt. 3, S. 214. — Leipzig 1893.
Tieghem, M. Ph. van: Sur la stèle ailée de la tige de quelques Légumineuses. — J. Bot. 185, 1905.
Troll, W.: Vergleichende Morphologie der höhern Pflanzen. — Berlin 1937.
— Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. — 1. Teil, Jena 1954.
— Die Infloreszenzen, 1. Band. — Stuttgart 1964.
Weberling, F.: Die Bedeutung blattmorphologischer Untersuchungen für die Systematik am Beispiel der Unterblattbildung. — Bot. Jb. **77**, 458—468, 1958.

Bei der Schriftleitung eingegangen am 28. März 1968.

Anschrift des Verfassers:
Dr. Willi Schaffner, Ettingerstraße 2, CH 4142 Münchenstein BL.

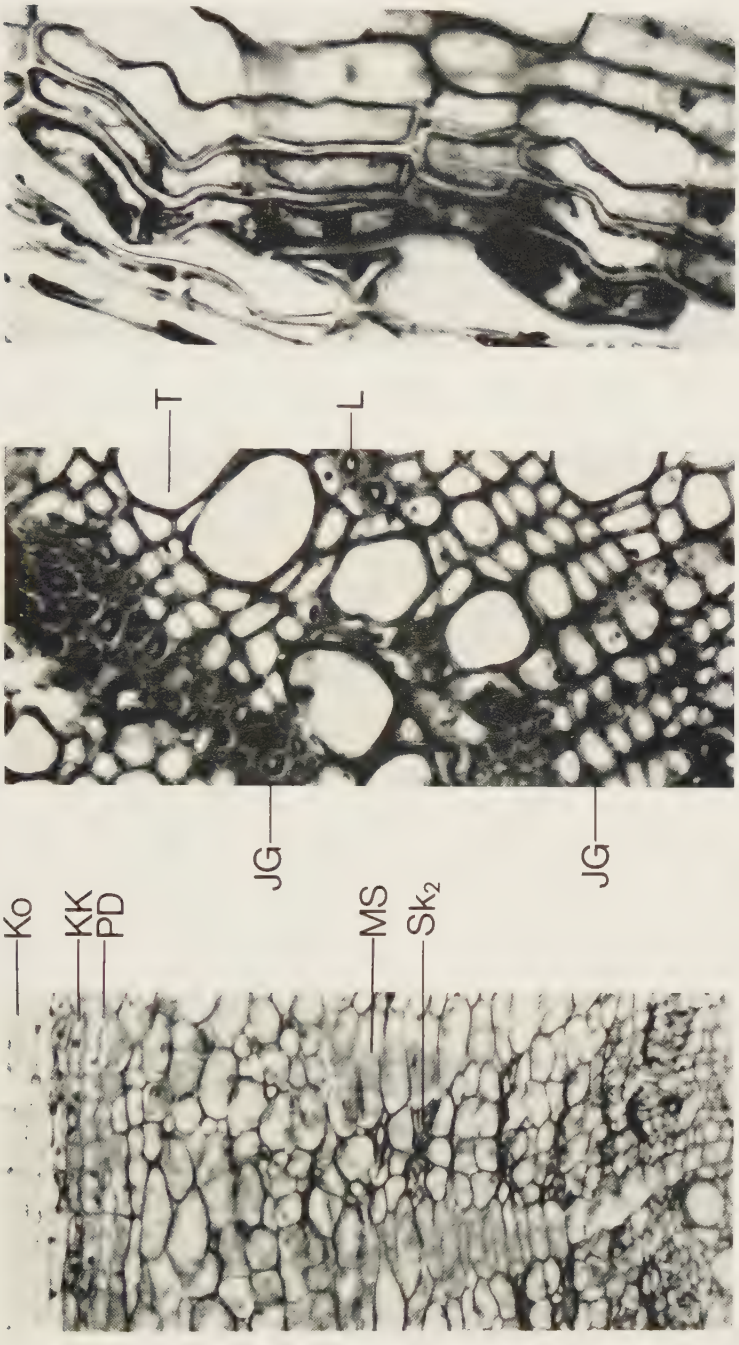



Fig. 1—3. Anatomie des alten Legtriebs. Fig. 1. Rindenausschnitt. Fig. 2. Holzausschnitt, Fig. 3. Ausschnitt aus dem Periderm. JG Jahresringgrenze, KK Korkkambium (Phellogen), Ko Korkschicht, L Libriformfasern, MS Markstrahl, PD Phelloderm, Sk2 Sklerenchym der sek. Rinde, T Tracheen

4

5

6

Fig. 4. Blattachselknospe im Herbst: Querschnitt durch das 2. Internodium. Fig. 5. Dasselbe. Querschnitt durch das 3. Internodium. *α*, *β* Vorblätter, L*β* Lateralstrang des *β*-Vorblattes, Lp Lateralstrang des Primärblattes, K Achselknospe, M*β* Mittelstrang des *β*-Vorblattes, Mp Mittelstrang des Primärblattes, M1, M2 Mittelstränge der Folgeblätter 1—2, P Primärblatt. Fig. 6. Sechsjährige Pflanze im Herbst. Die aufrecht gewachsenen Hauptsprosse haben sich zu Boden gelegt. AW sproßbürtige Wurzeln, CT Kotyledonartrieb, HW Hauptwurzel, LT Legtrieb

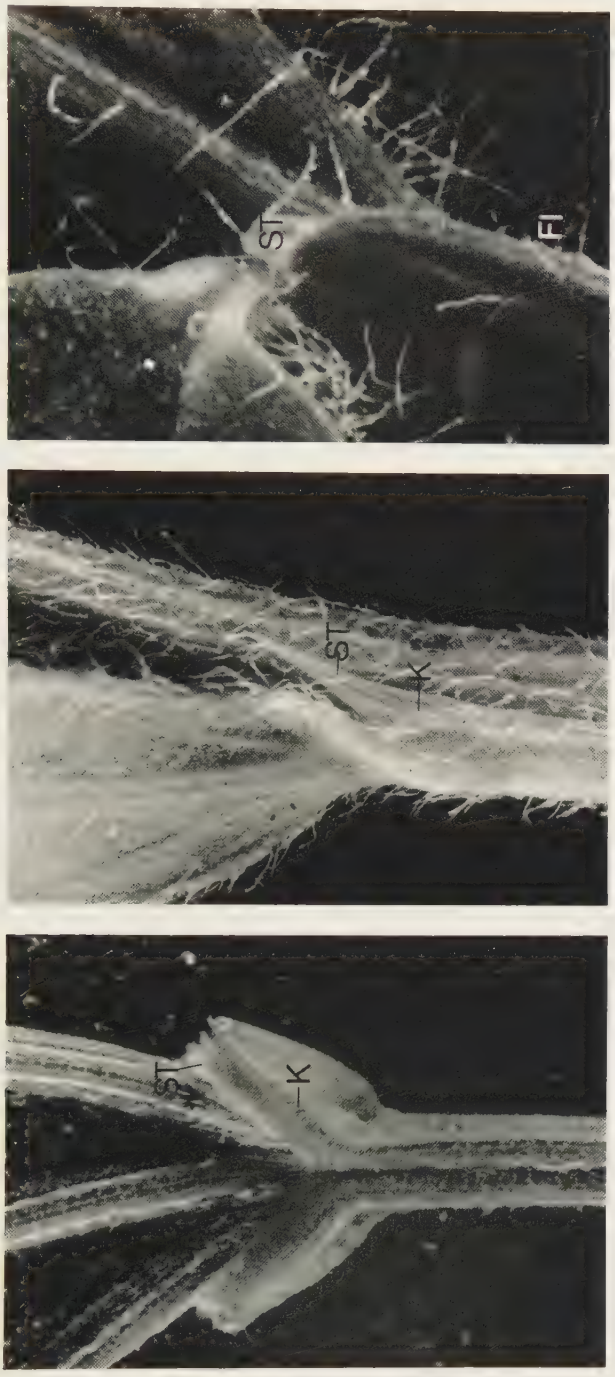



Fig. 7–9. Übergangszone Sproß-Blatt. Fig. 7. *Cytisanthus radiatus* 13:1, Fig. 8. *Genista tinctoria* 13:1, Fig. 9. *Cytisus sagittalis* 26:1. Fl Flügel, K Kante, St Stipel

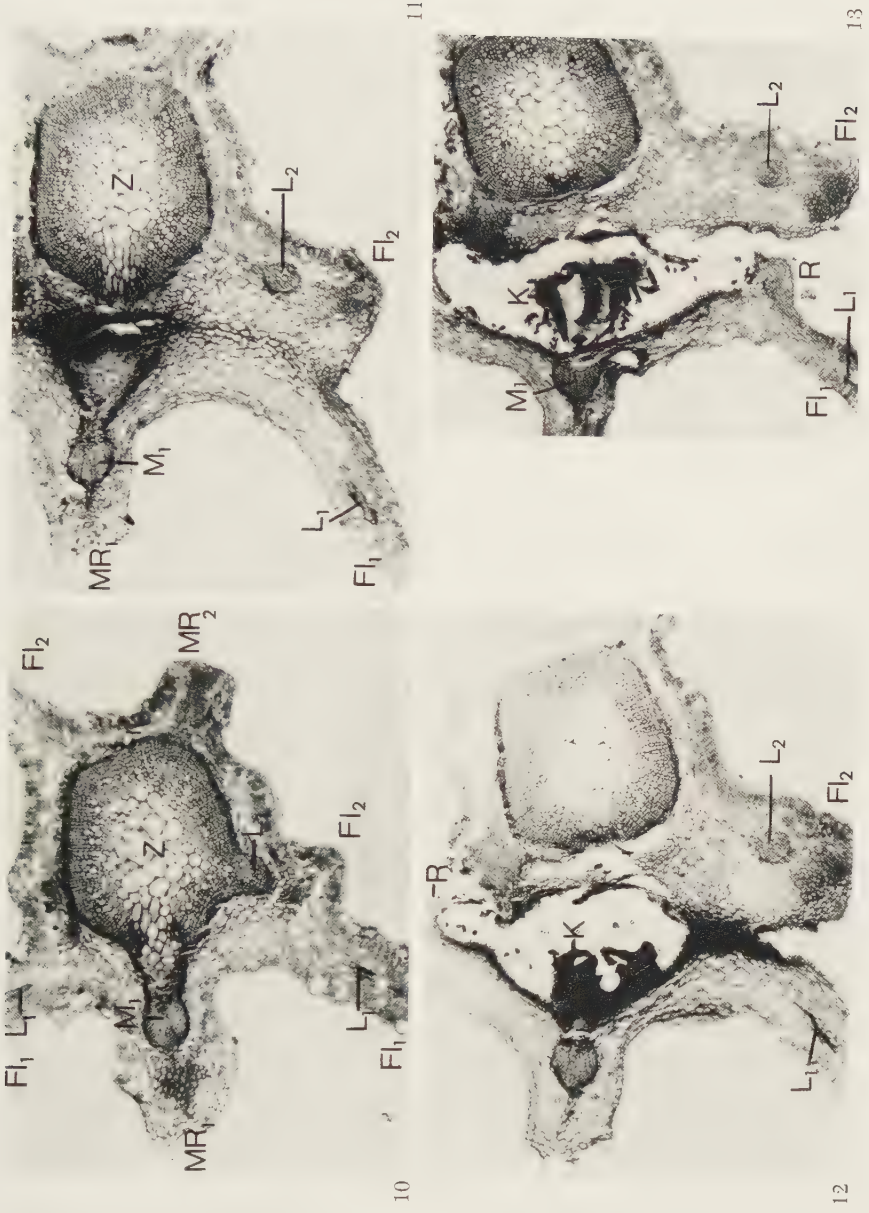



Fig. 10—17. Schnittserie durch die Übergangszone Sproß-Blatt (von unten nach oben). FL1, FL2 Flügel des Unterblattes 1 bzw. 2, FB 2 sekundäres Flügelgefäß, L1, L2 Lateralstränge des Unterblattes 1 bzw. 2, M1, M2 Mittelstrang des Unterblattes 1 bzw. 2, MR1, MR2 Mittelrippe des Unterblattes 1 bzw. 2, R Rand des Unterblattes, St Stipel, Z Zentralzylinder des Sprosses

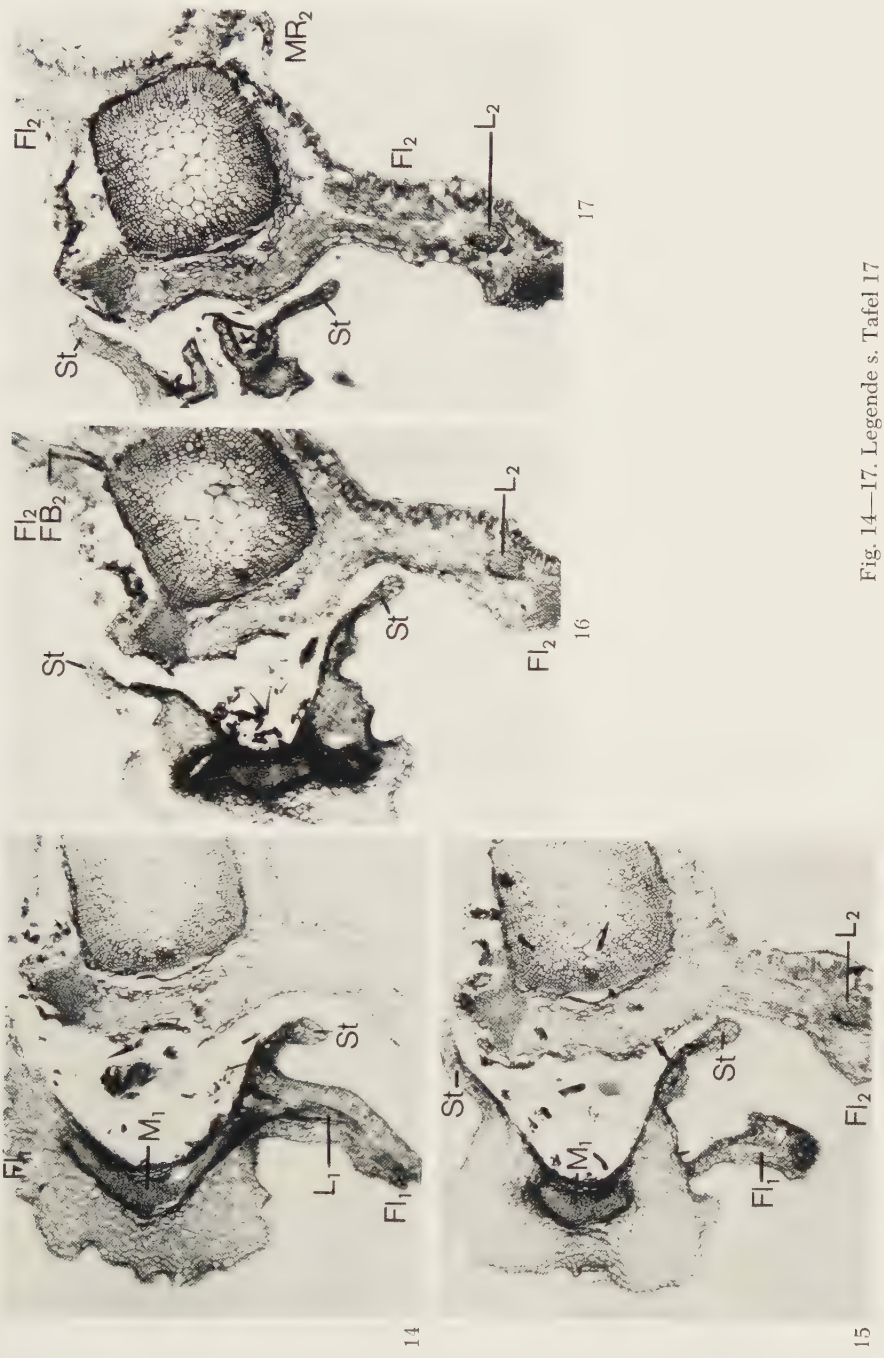
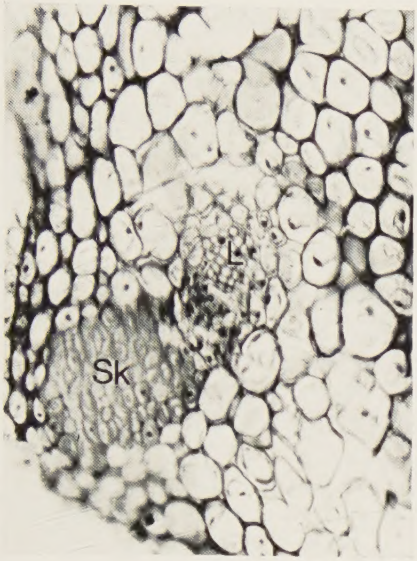
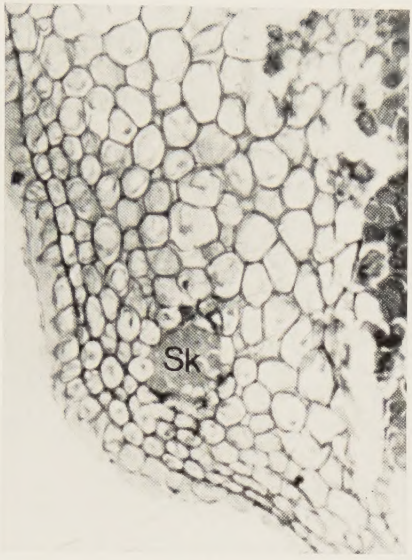


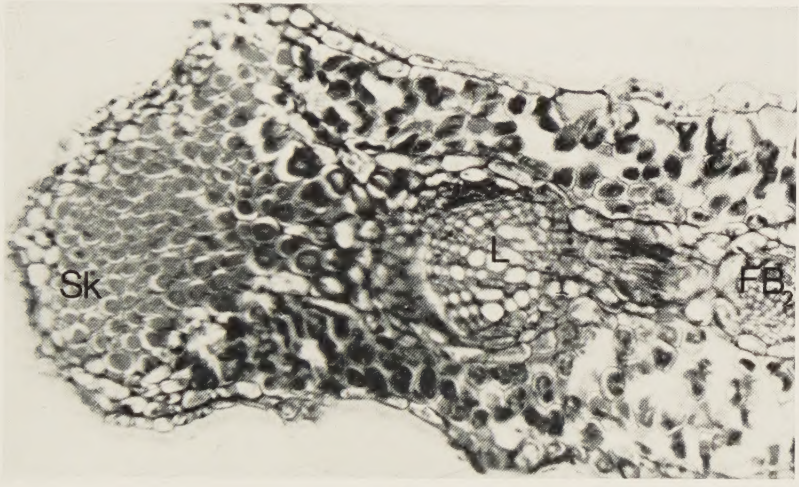

Fig. 14—17. Legende s. Tafel 17




18




19




20

Fig. 18—20. [Detailaufnahmen zu Abb. 15.] Fig. 18. Kante von *Genista tinctoria* mit Lateralstrang L und Sklerenchymstrang Sk, Fig. 19. Kante von *Cytisus sessilifolius* nur mit Sklerenchymstrang Sk, Fig. 20. Flügel des Flügelginsters mit dem äußersten Flügelbündel (Lateralstrang) L, FB2 sek. Flügelbündel

# Curriculum vitae

Am 9. November 1938 wurde ich, Willi Schaffner, als Sohn des Karl Schaffner, Landwirt, von Hornussen (AG) und der Rosa geb. Wetzel in Möhlin (AG) geboren.

Nach dem Besuch der Bezirksschule in Rheinfelden trat ich ins Aarg. Lehrerseminar Wettingen ein, welches ich im Frühling 1958 mit dem Primarlehrerpatent verließ. In den folgenden zwei Jahren amtete ich als Lehrer an der Primarschule Wallbach (AG).

1960 immatrikulierte ich mich an der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Basel. Im Herbst 1963 erwarb ich in Aarau das Aarg. Bezirkslehrerdiplom in den Fächern Mathematik, Physik und Biologie. Seit Frühling 1964 bin ich Lehrer an der Knabenrealschule Basel. Neben dieser Tätigkeit bereitete ich mich auf die Nebenfachexamina in Experimentalphysik, Zoologie und Bakteriologie-Hygiene vor. Im Sommersemester 1965 begann ich am Botanischen Institut der Universität Basel unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. H. Zoller mit der vorliegenden Dissertation.

Während meiner Studienzeit besuchte ich Vorlesungen, Kurse und Praktika folgender Herren Professoren und Dozenten: F. Blumer, P. Buchner, R. Conzelmann, M. Eichler, M. Geiger-Huber, R. Geigy, G. Huber, H. Huber, P. Huber, L. Jenny, H. Löffler, E. Miescher, H. Nüesch, A. Portmann, M. Reichel, P. Scherrer, P. Schmid, O. Schuepp, H. Zoller.

Allen meinen verehrten Lehrern spreche ich an dieser Stelle meinen besten Dank aus.